Allegemeine tierzucht

Carl Kronacher

Allgemeine Tierzucht.

Ein Lehr- und Handbuch
für Studierende und Züchter.

Von

Dr. C. Kronacher,

Professor der Tierzucht und Leiter der Tierzuchtabteilung an der
Bayer. Akademie für Landwirtschaft in Weihenstephan,
jetzt Direktor des Tierzuchtinstitutes der Tierärztlichen Hochschule in Hannover.

Zweite Abteilung

(Abschnitt III des Gesamtwerkes).

Fortpflanzung. — Variation und Selektion. — Vererbung.

Zweite, vermehrte und neubearbeitete Auflage.

Mit 48 Textabbildungen und einer farbigen Tafel.

BERLIN
VERLAGSBUCHHANDLUNG PAUL PAREY
Verlag für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen
SW. 11, Hedemannstraße 10 u. 11
1920.

Altenburg
Piererische Hofbuchdruckerei
Stephan Geibel & Co.

Inhaltsübersicht.

99 30

Einteilung des Gesamtwerkes:

Erste Abteilung (Abschnitt I u. II des Gesamtwerkes): Bedeutung der Tierzucht und Aufgaben der Allg. Tierzuchtlehre. — Haustierwerbung, Abstammung und Entwicklung der Haustiere. Mit 97 Textabb. Preis 6 M. 50 Pf.

Zweite Abteilung (Abschnitt III des Gesamtwerkes): Fortpflanzung. — Variation und Selektion. — Vererbung. Mit 41 Textabbildungen. Zweite Auflage. Preis 22 M.

Dritte Abteilung (Abschnitt IV und V des Gesamtwerkes): Der Artbegriff und die Wege der Artbildung. — Die Rassen. Mit 67 Textabbildungen. Preis 8 M.

Vierte Abteilung (Abschnitt VI des Gesamtwerkes): Die Züchtung: A. Zuchtwahl. B. Ausführung der Züchtung. Mit 116 Textabbildungen. Preis 13 M.

Fünfte Abteilung (Abschnitt VII des Gesamtwerkes): Aufzucht. — Ernährung. — Haltung. — Pflege. — Nutzung. Mit 174 Textabbildungen. Preis 15 M.

Sechste Abteilung (Abschnitt VIII, Schluß des Gesamtwerkes): Öffentliche und genossenschaftliche Maßnahmen zur Förderung der Tierzucht. Preis 19 M.

Dritter Abschnitt.

Fortpflanzung, Variation und Selektion, Vererbung.

Als Grundbedingung für das Verständnis der Tatsachen und Regeln der **Vererbung** muß die Kenntnis der Tatsachen der **Fortpflanzung** und der **Variation** gelten. Mit diesen beiden Gebieten haben wir uns deshalb bei Besprechung der biologischen Grundlagen der Züchtung zunächst zu beschäftigen [1]).

Erstes Kapitel.

Fortpflanzung.

I. Nach den heute vorliegenden Untersuchungen und Beobachtungen kann man eine derzeitige Existenz einer **Urzeugung** (generatio spontanea), d. h. eine Entstehung lebender Wesen aus unbelebter Materie ohne Vorexistenz von Mutterorganismen, nicht annehmen (vgl. Abschn. I, S. 81/82).

II. Bei der **Elternzeugung** (Tokogonie), das ist bei der Abstammung eines Tieres von einem Tiere gleichen oder ähnlichen Baues, kann die Fortpflanzung auf ungeschlechtlichem und geschlechtlichem Wege erfolgen.

a) Die **ungeschlechtliche** Fortpflanzung (Monogonie) kann sein:
   1. eine **Teilung**, und zwar eine einfache Teilung oder eine Zerfallsteilung, wie bei den Amöben oder anderen Einzelligen, doch auch vorkommend bei mehrzelligen Formen, wie zum Beispiel bei Microstoma;
   2. eine **Knospung, Sprossung**, wobei Auswüchse des elterlichen Körpers zu selbständigen Individuen heranwachsen. Gleichfalls in der Hauptsache eine Vermehrungsart der Einzelligen, doch auch bei den Mehrzelligen zu beobachten, wie zum Beispiel bei Autolytus;
   3. eine **Sporenbildung**, wie bei verschiedenen Bakterien und den Pilzen.

b) Bei der **geschlechtlichen** Fortpflanzung (Amphigonie) ist die Entstehung des neuen Individuums durch die Vereinigung zweier (zeitweise oder dauernd von den Körperfunktionen ausgeschlossener) „Geschlechts"-Zellen bedingt.

[1]) Den näher für diese Gebiete Interessierten verweisen wir u. a. auf des Verfassers Schrift „Grundzüge der Züchtungsbiologie" — Paul Parey. Berlin 1912 — und die dort angegebene Literatur. D. V.

Das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung wird dargestellt durch die Vereinigung zweier nach Größe und Form vielfach sehr ungleicher Geschlechtszellen und ihrer Kerne, der männlichen und weiblichen Geschlechtszelle.

1. Bei den Einzelligen kommt die Befruchtung, wie diese Vereinigung der männlichen und weiblichen Geschlechtszelle genannt wird, in der Regel durch Verbindung zweier Organismen zustande; es kann dabei zu einer dauernden Verbindung der beiden Individuen kommen (Kopulation, zum Beispiel Actinophrys) oder nur zu einer vorübergehenden zwecks Austausches von Kernen (Konjugation, zum Beispiel Paramaecium).
2. Bei den vielzelligen Tieren erfolgt die Befruchtung durch Vereinigung der männlichen und weiblichen Fortpflanzungszellen (Keimzellen, Gameten), der **Samenzelle** und des **Eies.**

Das Ei kann sich allerdings in besonderen, seltenen Fällen auch ohne Befruchtung entwickeln: Bei der vor allem unter den Gliederfüßern verbreiteten **Parthenogenesis** (Jungfernzeugung) und der Pädogenesis (der parthenogenetischen Fortpflanzung unvollkommen entwickelter Individuen), die jedoch nur besondere Modifikationen der geschlechtlichen Fortpflanzung darstellen. Es handelt sich hier um eine geschlechtliche Fortpflanzung, bei der es zur Rückbildung der Befruchtung gekommen ist.

c) Von **kombinierten** Fortpflanzungen

endlich spricht man, wenn bei einer Art verschiedene Fortpflanzungsweisen (geschlechtliche, ungeschlechtliche, Parthenogenesis, Pädogenesis) nebeneinander vorkommen. Ist das Vorkommen zweier Fortpflanzungsweisen in der Art geregelt, daß Individuen mit verschiedener Fortpflanzung in bestimmtem Rhythmus miteinander abwechseln, so nennt man das Generationswechsel im weiteren Sinne; beim Generationswechsel unterscheidet man nach R. Hertwig wieder zwei besondere Formen: den Generationswechsel im engeren Sinne (Metagenese), wobei ein Wechsel von mindestens zwei Generationen statthat, deren eine sich nur ungeschlechtlich (Amme), deren andere sich ausschließlich oder vorwiegend geschlechtlich vermehrt (Geschlechtstiere). Beispiel: Die Fortpflanzung der Hydromedusen. Dann den regressiven Generationswechsel (Heterogonie), bei dem die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Metagenese durch Parthenogenese ersetzt ist (gewisse Krebse, Daphniden).

Herkunft, Bildung und Reifung der Fortpflanzungszellen.

Ei und Samenfaden, die Fortpflanzungszellen der Tiere, entstammen besonderen Organen, den sog. Keimdrüsen, das sind die **Hoden** (Testikeln) beim männlichen, die **Eierstöcke** (Ovarien) beim weiblichen Tiere.

Bei den Wirbeltieren entsteht nach Bonnet im Verlaufe der embryonalen Entwicklung aus einem Streifen verdickten Peritonealepithels die Keim-(Geschlechts-)Leiste, aus dieser die sog. Keimfalte, in deren verdicktem Epithelbelag sich einzelne größere Zellen mit hellem bläschenförmigen Kern absondern: die Urgeschlechtszellen (vgl. S. 5, 6 a. a. O.).

Aus diesen indifferenten Geschlechtsdrüsen entwickeln sich dann in der Folge die Hoden bzw. Eierstöcke. Die Urgeschlechtszellen in denselben geben nach Durchlaufung einer Reihe von Vorstadien den Fortpflanzungszellen, Ei und Samenfaden, ihren Ursprung.

Mitotische Zellteilung.

Ehe wir die Geschlechtszellenbildung näher verfolgen, möge die für das Verständnis dieser Vorgänge unentbehrliche Darstellung der

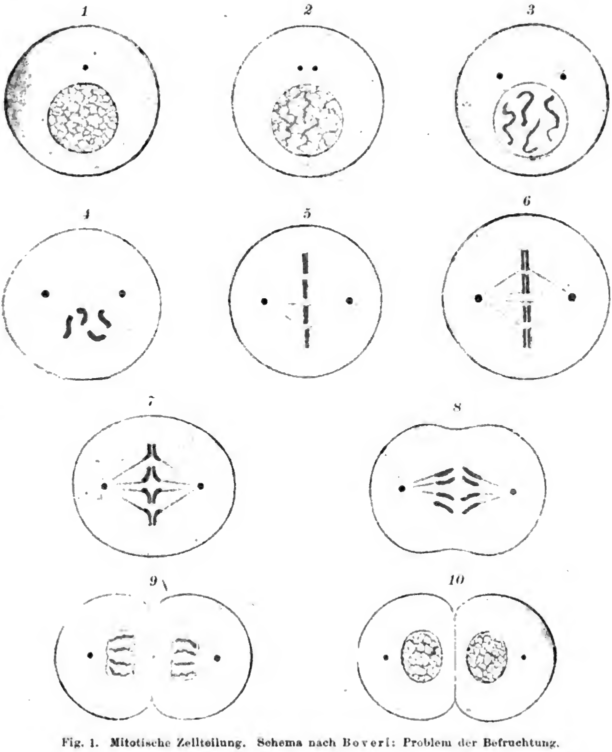


Fig. 1. Mitotische Zellteilung. Schema nach Boveri: Problem der Befruchtung.

sog. indirekten oder **mitotischen Kernteilung** (Mitose, Karyokinese) in Kürze hier Platz finden:

Im Kern einer ruhenden Zelle erkennt man bekanntlich ein wabenartiges Gerüstwerk, bestehend aus einer unfärbbaren Substanz, in die Körnchen einer anderen färbbaren Substanz (Chromatin) eingelagert sind. In den Maschen des Gerüstwerkes ist der Zellsaft (Fig. 1, *1*).

Die mitotische Zellteilung läßt vier Stadien erkennen (Fig. 1, *2—10*).

Während der Vorstadien (Prophasen) bildet sich um das Centrosom, ein nahe der Kernmembran in der Zelle liegendes rundliches, stark färbbares Körperchen, ein Strahlenhof (Strahlenfigur, Attraktionssphäre); das Centrosom teilt sich. und die beiden Tochter-Centrosomen rücken, umgeben von je einer Strahlenfigur, an die gegenüberliegenden Pole der Zelle und bilden so die Endpunkte der Kernspindel (gebildet aus den zwischen den Polstrahlungen befindlichen Plasmafäden).

1. Vorstadien (Prophasen): Die im Kerngerüst gleichmäßig verteilten Chromatinkörnchen ordnen sich längs bestimmter Züge des Kerngerüstes und bilden mit ihnen unter Auflösung der übrigen Maschen des Kerngerüstes einen gewundenen, sich allmählich verkürzenden und verdickenden Knäuelfaden. Dieser zerfällt in einzelne Stücke, die Chromosomen, deren Zahl für jede Tierart verschieden und für alle Körperzellen derselben konstant ist. In einem bestimmten Stadium dieser „Prophasen" kann man nicht selten in dem gelockerten Körper der Chromosomen zwei parallel verlaufende Fäden mit paarweise einander gegenüberstehenden Chromatinkörnchen beobachten.

2. Mittlere Stadien (Metaphasen): Nach so vollzogener gänzlicher Auflösung des Kernes und seiner Membran ordnen sich die Chromosomen in einer äquatorial zwischen den beiden Centrosomen befindlichen Ebene, der „Äquatorialplatte", an und spalten sich der Länge nach.

3. Nachstadien (Anaphasen): Die einander gegenüberliegenden Spaltenhälften, die Tochterchromosomen, wandern nun, — wie man verschiedentlich annahm, unter dem Einflusse bzw. Verkürzung der Haftfäden, — je nach den beiden Centrosomen zu.

4. Endstadien (Telophasen): Die Tochterchromosomen beginnen Fortsätze auszustrecken und miteinander zu einem Gerüstwerk zu verwachsen, das dem Kern der seinerzeit ruhenden Mutterzelle gleicht. Es erscheinen Kernmembran, Kernkörper und Kernsaft wieder; die Strahlung erlischt, der Zelleib hat sich mittlerweile ebenfalls geteilt durch Entstehen einer äquatorialen Scheidewand, und es sind nun **zwei Zellen gleicher Art** wie die der Ausgangszelle vorhanden.

Der Zweck dieses verwickelten Vorgangs besteht offenbar in der gleichmäßigen Verteilung des für die Zelle scheinbar besonders wichtigen Chromatins auf die beiden Tochterzellen.

1. Spermienbildung.

Durch ähnliche Teilungen gehen nun die Geschlechtszellen, Samenfaden und Ei, aus den Urgeschlechtszellen hervor.

Bei Umwandlung der Anlage des Keimstockes zum Hoden wuchern nach Bonnet die Zellstränge des Keimepithels mit den Urgeschlechtszellen in die Hodenanlage ein und wandeln sich zu den samenbereitenden, gewundenen Hodenkanälchen um. Die in den Samenkanälchen verlagerten Urgeschlechtszellen heißen nun Ursamenzellen.

Diese teilen sich zunächst in eine große Zahl von Spermatogonien; aus den Teilungen letzterer gehen die Spermatocyten 1. Ordnung (Samenmutterzellen) hervor (Wachstumsperiode). Aus jeder Spermatocyte 1. Ordnung entstehen weiter durch zwei schnell aufeinanderfolgende Teilungen: zwei Samentochterzellen (Spermatocyten 2. Ordnung oder Präspermatiden), aus jeder Samentochter-

zelle wieder zwei Samenzellen (Spermatiden) (vgl. Fig. 2). Kennzeichnend für diese beiden letzten Teilungen, die **Reifungsteilungen**, die zur Bildung von vier Spermatiden aus jeder Samenmutterzelle führen, ist nun: einmal ihre unmittelbare Aufeinanderfolge, ohne daß es dabei, wie sonst nach vollzogener Zellteilung, zu einer Umbildung der Chromosomen zum Kerngerüst kommt, und weiterhin, daß jede der vier Spermatiden nur halb soviel Chromosomen besitzt wie die Urgeschlechtszellen und die Körper-(Soma-)Zellen der betreffenden Art. Von den beiden letzten Teilungen kann somit wohl nur eine eine gewöhnliche, mit Längsspaltung der Chromosomen verlaufende Äquations-

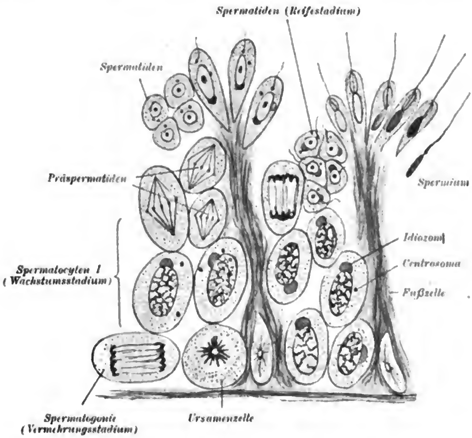


Fig. 2. Schema der Spermiogenese. Schnitt durch die Wand eines Samenkanälchens. (Nach Bonnet.)

teilung sein; die andere muß dagegen als Reduktionsteilung (Verminderungsteilung) gedacht werden, wobei die Längsspaltung der Chromosomen unterbleibt, diese vielmehr aus den beiden Samentochterzellen einfach ungespalten auf die Spermatiden zur Verteilung gelangen. In der Tat sind solche Halbierungen der Chromosomenzahl im Verlaufe der Samen- und Eireife auf Grund derartiger Reduktionsteilungen, zum Beispiel beim Pferdespulwurm, beobachtet worden (Hertwig, Boveri).

Aus den Spermatiden entsteht in der Folge der **Samenfaden**, die Spermie, indem sich der Kern zum Kopf, das Centrosom zum Mittelstück und zum Achsenfaden des Schwanzes, das Protoplasma zur Hülle desselben umbildet (Fig. 3).

Die Samenfäden (Spermatozoen) bei unseren Haustieren (Fig. 4 a, b) sind wimperartige Geißelzellen von sehr verschiedenen Formen und Größen (50—70 μ lang). Das Vorderstück des bei den einzelnen Arten sehr verschieden geformten und verschieden großen Kopfes ist von einer — bei manchen Säugetieren schneidenden — Kopfkappe überzogen. Die Samenfäden werden in einer eiweißhaltigen, aus den Sekreten verschiedener Geschlechtsdrüsen zusammengesetzten Flüssigkeit (Sperma) entleert (vgl. Abschnitt 6, B: Ausführung der Züchtung) und besitzen eine sehr lebhafte Eigenbewegung. Nach Ellenberger sind sie bei Hunden beispielsweise in einer Menge von 60000, bei Pferden von 100000 bis 300000 auf den Kubikmillimeter Sperma enthalten.

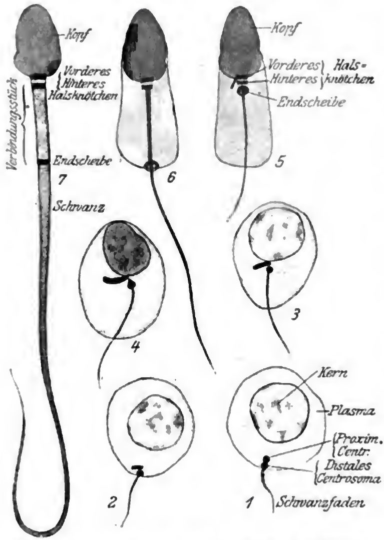


Fig. 3. *1—7* Umwandlung einer Spermatide des Menschen in das Spermium. Schematisch nach Meves.

2. Eibildung.

Ähnlich wie die Hodenanlage entwickelt sich ein Eierstock (Ovarium), indem das Keimepithel mit den Urgeschlechtszellen in Form epithelialer Stränge in das Bindegewebe der Geschlechtsleiste einwächst. Die Stränge werden in der Folge in Follikel zerlegt.

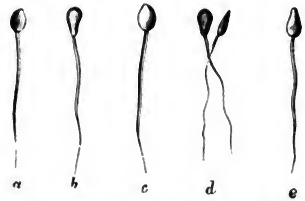


Fig. 4a. Spermatozoen vom: *a* Pferd, *b* Bullen, *c* Schaf, *d* Hund, *e* Katze. Nach Ellenberger-Günther.



Fig. 4b. Spermatozoiden des Stieres, ejakuliert Nach J. Wester.

Aus den Urgeschlechtszellen der Eistränge gehen nun vor der Zerschnürung dieser in Primärfollikel die Ureizellen (Oogonien) hervor, aus den letzten oogonialen Teilungen die Eimutterzellen (Ovocyten 1. Ordnung: die unreifen Eier, Voreier, Eierstockseier), die eine Wachstumsperiode durchmachen auf Grund der Bildung von Dottermaterial im Eiplasma[1]). Diese Wachstumsperiode setzt bei den Säugetieren schon im embryonalen Leben ein und dauert bis zum Eintritt der Geschlechtsreife.

Mit der Erreichung einer der Art entsprechenden Größe tritt nun das Eierstocksei (Oocyte 1. Ordnung), Fig. 5, in die Periode der **Kernreifung:** auch hier erfolgen, wie bei der Spermienbildung, zwei

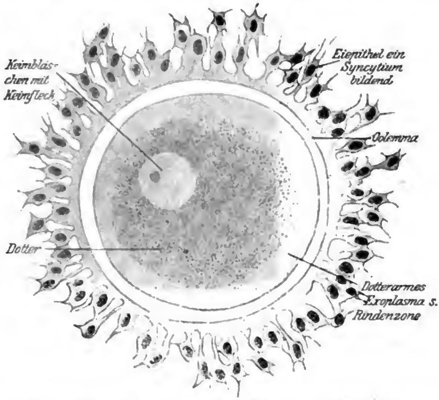


Fig. 5. Ausgewachsene Oocyte vom Menschen, frisch aus dem Eierstock entnommen. Nach Waldeyer.

Teilungen, ohne Pause aufeinanderfolgend, nur mit dem Unterschied, daß die entstehenden Tochterzellen von sehr ungleicher Größe sind: drei, die sog. „Polzellen", gehen bald zugrunde, die vierte überkommt die Hauptmasse des Zelleibes und stellt das Ei dar:

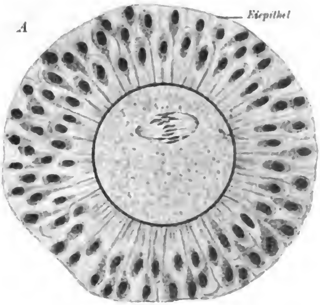
Die Oocyte 1. Ordnung, das Eierstocksei, läßt alle Bestandteile einer Zelle unterscheiden: den Kern, hier **Keimbläschen** genannt, mit dem Kernkörperchen, dem **Keimfleck,** den aus dem Eiplasma bestehenden Zelleib, den **Eileib,** den Sphärenapparat, das **Oozentrum,** und schließlich eine **Eimembran.**

Die Kernreifungsteilungen (vgl. Fig. 6) beginnen vielfach noch während des Verweilens des Eies im Eierstocksfollikel, gelangen aber meist erst nach Abgang des Eies in den Eileiter und Eindringen eines Spermiums in das Ei zum Abschluß:

[1]) Während dieses Vorganges bekommen die aus dem Eierstock losgelösten Eier bei verschiedenen Tiergattungen noch sekundäre und tertiäre Eihüllen (Vogelei).

Schon einige Zeit vor Sprung des Eierstocksfollikels bildet sich unter Verschwinden des Oozentrums und Auflösung von Keimfleck und Keimbläschenmembran eine kleine Teilungsspindel, die erst schief, dann radiär[1]) gelagerte erste Pol- oder Reifespindel (ist ohne Centrosom und Polstrahlung), die in sehr vielen Fällen im Zustand der Metaphase bleibt bis nach Eintritt der Samenzelle ins Ei. Über dem randständigen Spindelrand bildet sich dann eine knopfförmige Hervorwölbung des Eiplasmas, in welche die Richtungsspindel mit ihrer einen Hälfte hineinragt. Diese Hälfte bildet in regelmäßigem Zellteilungsvorgang nun mit der genannten Hervorwölbung den ersten Richtungskörper. Der im Ei zurückbleibende Teil der Richtungsspindel ergänzt sich sofort wieder zu einer neuen Spindel, und es erfolgt in gleicher Weise wie früher die Abschnürung des zweiten Polkörperchens. Während der Bildung des zweiten Richtungskörperchens teilt sich in sehr vielen Fällen das erste nochmals, so daß nun auf Grund der doppelten Teilung, wie oben erwähnt, vier (drei) Zellen entstanden sind: die drei (zwei) Richtungskörperchen (Polzellen) und das Ei, das den weitaus größten Teil der ursprünglichen Zellmasse überkommen hat und den nach der zweiten Teilung verbleibenden Rest der Richtungsspindel als bläschenförmigen Kern, als Eikern, enthält.

A



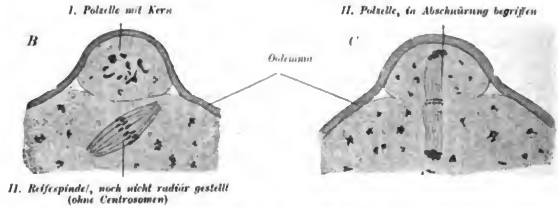


Fig. 6 *A, B, C.* Abschnürung der Polzellen bei der Maus. Nach Sobotta (aus Bonnet).

Auch die reife Eizelle besitzt nur noch die Hälfte der Chromosomen der Urgeschlechtszellen und der Körperzellen der betreffenden Art. Es findet also auch hier eine **Reduktionsteilung** (S. 5) statt, die wir uns als einfache Verteilung der Chromosomen bei der letzten Teilung unter Unterbleiben der sonst regelmäßig erfolgenden Längsspaltung der Chromosomen gedacht haben. In der Tat handelt es sich bei den Reifungsteilungen vielfach um recht komplizierte Vorgänge und Abweichungen vom Typ verschiedenster Art. Die Keim-

[1]) Das heißt mit ihrer Achse in einen Eiradius eingestellt.

zellenforschung der neuesten Zeit hat darüber verschiedentlich wertvolle Aufklärungen gebracht, deren Besprechung hier zu weit führen würde[1]):

So viel mag hier erwähnt sein, daß in den Vorstadien der ersten Reifungsteilungen aus den Chromosomen der Oogonien bzw. Spermatogonien (in den Ovocyten bzw. Spermatocyten 1. Ordnung) in vier Stücke zerlegte Chromosomen, sog. komplexe Chromosomen, Viererkugeln usw. entstehen, und zwar nur in der Hälfte der normalen (typischen „diploiden") Zahl (in der „haploiden" Zahl). Die Halbierung der Chromosomenzahl denkt man sich zustandegekommen durch Ausbleiben eines Querteilungsschnittes in der Knäuelphase des Vorstadiums der ersten Reifungsteilung oder durch paarweise Verbindung (Syndese) je zweier spermatogonialer bzw. ovogonialer Elemente in den Endstadien der letzten spermatogonialen bzw. ovogonialen Teilung oder in den späten Vorstadien der ersten Reifungsteilung.

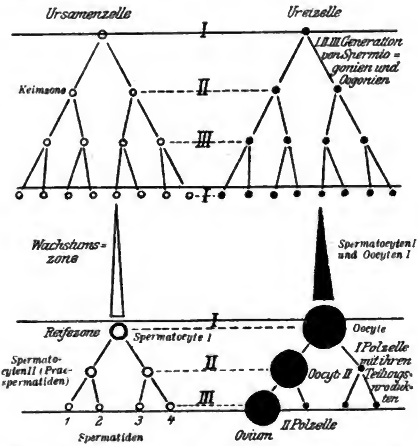


Fig. 7. Schema der Entwicklung der Urgeschlechtszellen zu Samenzellen oder Spermien und Reifeeiern oder Ovien. Nach Boveri. Linie *I*: Ursamenzelle links, Ureizelle rechts. Linie *II* und *III*: In der Keimzone Spermatogonien und Oogonien, die obere kleine Zelle in der Wachstumszone wird zu einem Spermatocyt I. Ordnung oder einer Oocyte I. Ordnung. Durch Teilung dieser Zellen (*I* in der Reifezone) wurden links zwei Präspermatiden, rechts je eine Oocyte II. Ordnung oder eine Eimutterzelle und die erste Polzelle geliefert. Die folgende Teilung (bei *II* in der Reifezone) liefert vier Spermatiden links (*1*, *2*, *3*, *4*) und ein Reifeei = Ovium nebst der zweiten Polzelle rechts. Teilt sich die erste Polzelle nochmals, dann hat man rechts wie links vier Abkömmlinge von *I* (Reifezone), die links alle gleichwertig (Spermatiden), rechts aber ungleichwertig (ein Reifei oder Ovium und drei abortive Eier oder die Polzellen) sind. (Aus Bonnet.)

Die vier Einheiten jedes dieser komplexen Chromosomen werden im Verlaufe der beiden Reifungsteilungen auf die endgültigen Fortpflanzungszellen verteilt, und so kommt es zu einer zahlenmäßigen Verminderung, Reduktion, der Chromosomenzahl im Verlaufe der Reifungsperiode. Es handelt sich also eigentlich um eine **Schein**reduktion.

---

[1]) Bezüglich näherer Angaben über die Reduktionsteilung siehe C. Kronacher, „Züchtungsbiologie", S. 15/16 u. a. O. und die dort angegebene Literatur.

Die Reifungsteilungen bei der Ei- und Samenbildung entsprechen sich stammesgeschichtlich und physiologisch (Häcker). Ei und Richtungskörperchen einerseits und die vier Samenzellen andererseits stellen eine homologe Zellgeneration dar. (Fig. 7.)

3. Die Befruchtung.

Nach Ort der Befruchtung und Entwicklung der Eier unterscheiden wir ovipare Tiere, bei denen die Eier erst nach Verlassen der mütterlichen Geschlechtsorgane zur Befruchtung gelangen (wie bei Fischen), — ovovivipare, bei denen die Eizellen schon in den Ge-

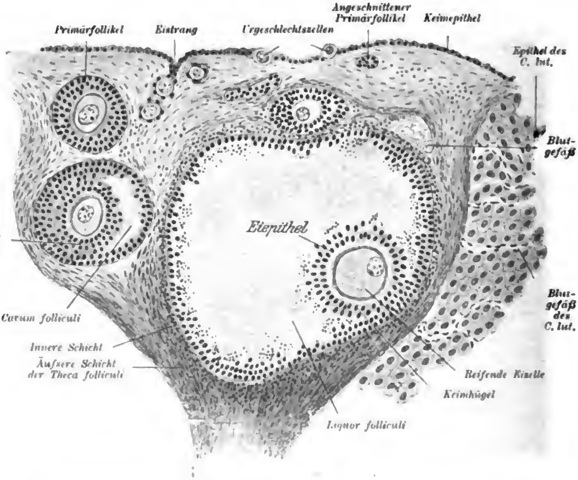


Fig. 8. Keimepithel, Urgeschlechtszellen, Eistränge, Primordial- und Blasenfollikel von der Hündin. Nach Bonnet. Vergr. 300 : 1.

schlechtsorganen der Mutter zur Befruchtung und mehr oder weniger weitgehenden Entwicklung gelangen (alle Vögel), — und vivipare, bei denen die Entwicklung des Keimes in den Geschlechtswegen der Mutter noch weiter geht und die Jungen in verschieden weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadien bzw. voll ausgebildet geboren werden (außer den Kloakentieren alle Säugetiere, manche Reptilien und Amphibien sowie vereinzelte Fische).

Die Befruchtung, d. h. das Zusammentreffen von Ei und Samenfaden, kann außerhalb (äußere Befruchtung) und innerhalb (innere Befruchtung) des mütterlichen Organismus vor sich gehen.

Letzteres ist u. a. bei allen Säugern der Fall, bei denen die Samenfäden durch die Begattung unmittelbar in die weiblichen Geschlechtsorgane übergeführt werden.

Das Zusammentreffen von Ei und Samenzelle findet in der Regel in dem nach dem Eierstock zu gelegenen Drittel des Eileiters oder in der Eileiterampulle statt. Die Samenfäden gelangen durch eigene Bewegung dorthin, die sie nach *Ellenberger* zum Beispiel bei der Hündin 1,2—3,6 mm in der Minute vorwärts zu bringen vermag, so daß sie schon in einer Stunde vom Eingang des Uterus zum Eierstock gelangen können.

Die im Bindegewebsgerüste des *Eierstockes* befindlichen *Follikel* (Fig. 8) enthalten, wie wir wissen, die Eier.

Am Follikel unterscheiden wir die *Follikelwand* (Theca folliculi), die eine innere und eine äußere Schicht erkennen läßt (Fig. 8), — die mit einer Epithelschicht ausgekleidete *Follikelhöhle*, mit Flüssigkeit gefüllt (Fig. 8), — die *Eizelle*: diese ist mit dem *Eiepithel umgeben und von diesem am Rand des Follikels festgehalten* (*Keimhügel*) (Fig. 8 u. 9), und läßt, wie wir schon wissen, *Keimbläschen* (Kern) mit *Keimfleck*, *Oozentrum* und *Eimembran* erkennen (S. 7).

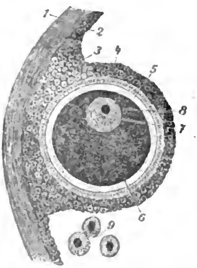


Fig. 9. Reifes Ei einer Kuh. 1 Theca folliculi. 2 Follikelepithel. 3 Keimhügel. 4 Eiepithel. 5 Zona pellucida. 6 Eidotter. 7 Keimbläschen. 8 Keimfleck. 9 Stärker vergrößerte Zellen des Follikelepithels.

Während sich die *Follikelhöhle* zunehmend *mit Flüssigkeit* füllt, rückt der Follikel mit der in ihm eingeschlossenen, reifenden Eizelle jeweils gegen die Oberfläche des Eierstockes zu (vgl. Fig. 8), der Zusammenhang des Keimhügels mit der Epitheltapete des Follikels lockert sich, so daß er mit ihr schließlich nur noch durch einige sich zum Ende auch noch lösende Stränge verbunden ist. Die durch die Follikelflüssigkeit stark gespannte und durch Füllung der Blutgefäße durchsaftete *Follikelwand* (Theca) *reißt* endlich an einer Stelle *ein* (Narbe, stigma), und *die* mit der Follikelflüssigkeit entleerte und von den gequollenen Eiepithelien umgebene *Eizelle wird von der Ampulle des Eileiters* aufgenommen. Dabei kann die *Ampulle* einen dem Platzen nahen Follikel umfassen (Vögel) oder sich über den ganzen Eierstock stülpen (beim Menschen und von *Bonnet* auch bei den Wiederkäuern beobachtet) oder endlich sich bei den Tieren, deren Eierstöcke in einer Bauchfelltasche liegen (Pferd, Schwein, Fleischfresser), sich über die Spalte dieser Tasche schieben. Hierbei unterstützen wahrscheinlich peristaltische Bewegungen des Eileiters und der vom Wimperepithel der Eierstocksfranse und des Eileiters gebildete Wimperstrom die durch die geschilderte Beweglichkeit der Muskelfasern der Eileiterampulle veranlaßte Ansaugung der Eier und deren Weiterbewegung im Eileiter.

Nach der von einer mehr (Pferd, Schwein, Kuh) oder minder (kleine Wiederkäuer) starken Blutung begleiteten Berstung des Follikels wird der nun aus Blutgerinnseln, Blutplasma und zerfallenden Zellen gebildete Inhalt der Follikelhöhle von einer Wucherung wechselnd pigmentierter Epithelzellen umschlossen; unter Neubildung von Blutgefäßen, Bindegewebe und gelbgefärbten Luteinzellen kommt der durchschnittlich haselnuß- bis walnußgroße sog. „gelbe Körper" (corpus luteum) zustande, der verschiedentlich die Oberfläche des Eierstockes beträchtlich überragen kann (vgl. Fig. 10). Kommt keine Befruchtung zustande, so kommt es normalerweise zur baldigen Rückbildung des „gelben Körpers"; bei eingetretener Befruchtung verzögert sich diese Rückbildung jedoch oft bis zur Geburt; schließlich bleibt eine weißliche, schieferfarbige oder auch rote Narbe. Über die Bedeutung des gelben Körpers, der auf Grund „innerer Sekretion" die Festsetzung der befruchteten Eier im Uterus begünstigen soll, ist heute Sicheres nicht bekannt (vgl. Abschn. VI B).



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 10. Eierstock einer Kuh mit gelbem Körper.

Es kommt natürlich nur ein sehr geringer Teil der im Eierstock der Säugetiere vorhandenen außerordentlichen Zahl (beim Jungrinde nach Zschokke ca. 40000) von Eizellen zur Reifung und zum Abgang; der größte Teil verfällt der schon nach der Geburt beginnenden Rückbildung und Auflösung.

Der Eiabgang aus den Eierstöcken ist bei unseren Haussäugetieren von anatomischen Veränderungen begleitet, die den Geschlechtstrieb anregen und die Schleimhaut des Uterus in einen die Aufnahme und Ernährung des Eies begünstigenden Zustand bringen: das Flimmerepithel der sehr blutreichen und durchsafteten Uterusschleimhaut verliert seine Cilien, es kommt zu vermehrten, verschiedentlich spezifischen Geruch aufweisenden Absonderungen, zu Blutungen in das Schleimhautgewebe und auf die Schleimhautoberfläche, zu blutigem Ausfluß aus den meist geschwellten äußeren Geschlechtsteilen: — von den Brunsterscheinungen, die sich nach einiger Zeit ihres Bestehens wieder zurückbilden (vgl. Abschn. 6, Züchtung, B).

4. Befruchtungsvorgang.

Die „Befruchtung" beginnt mit dem Eindringen des Samenfadens in das Ei und endet mit der Vereinigung bzw. Aneinanderlagerung des Eikernes und des Samenkernes.

Das Eindringen der Samenfäden, das selten nach Beendigung der Reifungsteilungen, sondern zumeist noch während der Metaphasen der ersten Reifungsteilung vor sich geht, erfolgt durch die weiche, seitens der Follikelzellen gelieferte Hülle des Eies oder durch

einen besonderen Zugang in derselben (Mikropyle), wie er in der Ein- (Fisch) oder Mehrzahl (Insekten) sich findet.

Auch dort, wo, wie zum Beispiel bei den Vögeln, sehr häufig mehrere Spermatozoen durch die Eihülle dringen, gelangt nur ein Samenfaden zur Vereinigung mit dem Eikern. Die normale Befruchtung ist monosperm. Hat sich der Kopf des Samenfadens dem Dotter auf eine bestimmte Entfernung genähert, so wölbt sich derselbe der Spermie in Gestalt des sog. Empfängnishügels entgegen (vgl. Fig. 11). Gegen das Eindringen weiterer Samenfäden schützt sich dann das Ei durch Abscheidung einer Dottermembran (oder vielleicht auch ohne solche durch Bildung abweisend wirkender chemischer

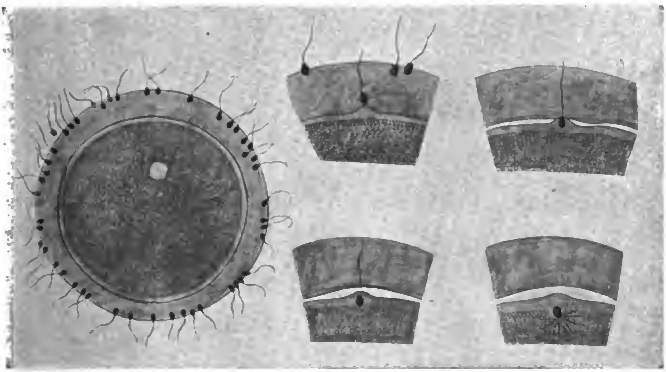


Fig. 11. Befruchtung des Eies bei Asteriden. Nach Heider-Korschelt. Aus v. Gruber und Rüdin.

Substanzen). Der Schwanzfaden der Spermie gelangt entweder gar nicht mit in das Ei, oder er wird dort bald aufgelöst. Der eingedrungene Kopf macht nun eine Drehung um 180°, so daß das Mittelstück nun dem Kern (Keimbläschen) zugewendet ist. Das von einem Strahlenhof umgebene Mittelstück bildet sich (wieder) zum Centrosom um, das sich mit der Strahlung teilt, die beiden Centrosomen rücken auseinander, während der eingedrungene Spermienkopf sich zu einem Zellkern gewöhnlichen Aussehens heranbildet und an den Eikern heranrückt, bis er sich schließlich, vielfach zu dessen Größe herangewachsen, an denselben anlegt bzw. sich mit ihm vereinigt (Furchungskern). Die beiden aneinandergelagerten oder vereinigten Kerne liegen nun zwischen den beiden von ihrer Sphäre umgebenen Centrosomen. (Fig. 12, *1* mit *5*.)

Nach oder auch schon vor (Ascaris) der Kopulation treten dann

die Vorbereitungen zur ersten Teilung des „Furchungskernes“ bzw. der beiden aneinandergelagerten Kerne auf: es bildet sich der Chromatinfaden; dieser zerfällt dann unter Verschwinden der Kernmembran in die schon vorgebildeten Chromosomen, diese ordnen

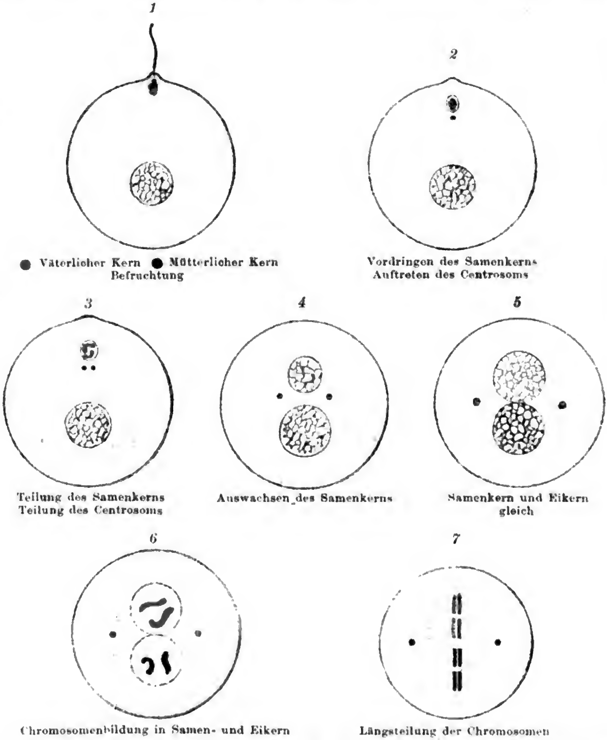


Fig. 12 *1–7*. Erste Entwicklung im befruchteten Ei. Verteilung des väterlichen und mütterlichen Chromatins auf die beiden Tochterzellen. (Schema nach Boveri.)

sich in der Äquatorialplatte, es erfolgt die Längsspaltung der Chromosomen (Fig. 12, *6* u. *7*), die Wanderung der Hälften an die entgegengesetzten Pole der Zelle, die Chromosomen der beiden Pole senden Fortsätze aus, die miteinander zu dem Gerüstwerk des Zellkernes verschmelzen, jeder Kern umgibt sich mit einer Kernmembran, die

Strahlung der Centrosomen erlischt, und der Zelleib hat sich mit der Bildung einer äquatorialen Scheidewand ebenfalls geteilt: die erste Furchungsteilung ist vollzogen (vgl. Fig. 1, *7* mit *10*).

Das wesentlich **Unterscheidende** dieser Teilung gegenüber gewöhnlichen Zellteilungen ist, daß der Samenfaden das Centrosom, ferner die Hälfte der Chromosomen liefert, wodurch die Zahl derselben wieder die für die betreffende Spezies normale Höhe erreicht, und daß weiter die beiden Tochterkerne genau gleichviel Chromosomen aus dem Eikern und dem Samenkern, also vom Vater wie von der Mutter erhalten. Bei bestimmten Objekten, wie auch bei dem für unsere Abbildung gewählten, läßt sich die Tatsache, daß die Hälfte der Chromosomen vom Samenkern, die andere Hälfte vom Eikern stammt, ohne weiteres erkennen. Diese gleichmäßige Verteilung der elterlichen Chromosomen auf die Tochterzellen wiederholt sich bei jeder der folgenden Teilungen [1]).

Die grundlegende Bedeutung, das Wesen der Befruchtung [2]), liegt nun weder in der teilungsveranlassenden Wirkung des durch die Spermie in die Eizelle eingebrachten Centrosoms noch in einer etwa durch die Vereinigung der beiden Keime veranlaßten „Verjüngung", einem Ersatz verlorengegangener chemischer Bestandteile bzw. einer Vervollständigung der zur Entwicklung eines lebensfähigen Organismus notwendigen Qualitäten, wie das u. a. besonders die künstliche Parthenogenese beweist. Vielmehr erscheint die **Amphimixis,** die Vermischung verschiedener Erbmassen, verschiedener individueller Eigenschaften, wie sie auf Grund der bei der Befruchtung zustande kommenden Vereinigung zweier Keimzellen mit gegenseitig verschiedenen Erbanlagen sich ergibt, von besonderer Bedeutung für das künftige Individuum.

Von diesem Gesichtspunkte aus verstehen wir auch die Besonderheiten der geschlechtlichen Fortpflanzung:

Die Vermischung der verschiedenen Eigenschaften zweier vielzelliger, kompliziert gebauter Lebewesen erscheint nur möglich auf dem Wege der Entstehung eines neuen Individuums aus einer Zelle, welche ihrerseits durch die Vereinigung zweier, alle Eigenschaften bzw. Anlagen dieser kompliziert gebauten Organismen enthaltenden Zellen zustande gekommen ist. Daher auch die starke Differenzierung dieser der Amphimixis dienenden Fortpflanzungszellen, die sich nach ihrer ganzen, eine spontane Entwicklung hemmenden Einrichtung in der glücklichsten Weise ergänzen: die Spermie bringt das entwicklungsveranlassende Centrosom, das Ei die für den ersten Aufbau eines neuen Individuums nötige Menge an Protoplasma und Nährmaterial mit.

Gleicher Einfluß wird aber den mit der Spermie in das Ei

---

[1]) Bei verschiedenen Tieren sind nach zahlreichen Teilungen die Gruppen der väterlichen und mütterlichen Chromosomen noch deutlich voneinander zu unterscheiden; bei den Krebsen zum Beispiel lassen sich sogar durch das ganze Leben in den Somazellen die väterlichen und mütterlichen Kernanteile erkennen.

[2]) Eingehenderes hierüber siehe „Kronacher, Züchtungsbiologie", und dort vermerkte Literatur.

eingebrachten Qualitäten trotz der so ungeheuer überlegenen Masse des Eies gesichert durch die **Gleichheit** der im befruchteten Ei vereinigten Kerne, vor allem nach Seite der Chromosomen, jener **Kernelemente**, in denen die Überzahl der Forscher auch heute noch allein oder doch in der Hauptsache die bewegenden Kräfte erblickt, welche den Nachkommen neben den Merkmalen der Gattung und Art auch die individuellen Eigenschaften der Eltern vermitteln.

5. Weitere Entwicklung des befruchteten Eies.

Der Befruchtung schließt sich, wie wir sahen, die Teilung, **„Furchung“**[1]), des befruchteten Eies in 2 und weiterhin in schneller Folge in 4, 8, 16, 32 usw. Zellen an, wobei diese neuentstehenden Zellen (die **Furchungskugeln**), da die Masse des Eies keine besondere Zunahme erfährt, selbstverständlich immer kleiner werden. (Fig. 13).

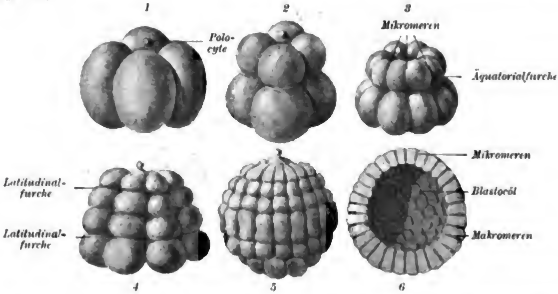


Fig. 13. *1—5* **Furchung des Branchiostoma lanceolatum, nach Hatschek, in Seitenansicht.** *6* **im Medianschnitt, nach den Modellen von F. Ziegler. Vergr. etwa 150 : 1.**

Die Art des Furchungsprozesses wird bestimmt durch die Masse des der Ernährung des Eies dienenden Nahrungsdotters und durch die **Anordnung** desselben,

„Je mehr Dotter im Ooplasma aufgespeichert wird, und je ungleichmäßiger er in diesem verteilt ist, um so langsamer und ungleichmäßiger wird auch die Teilung der durch Dotter beschwerten Furchungszellen („Blastomeren“) verlaufen müssen. Die dotterärmeren, bei polarer Differenzierung am animalen oder Keimpol gelegenen Furchungszellen werden sich rascher teilen als die mit viel Dotter beladenen, welche den vegativen Pol bilden“ (Bonnet). Der Keimpol wird bald zahlreichere und kleinere Furchungszellen enthalten als der

[1]) Der Ausdruck rührt daher, daß bei jeder Teilung auf der Oberfläche des Eies immer tiefer durchschnürende **Furchen** sich ergeben, wobei jede neu entstehende Furchungsebene sich möglichst senkrecht auf die vorhergehende einstellt. Demgemäß erscheinen auch die drei ersten Furchungsebenen fast bei allen Tieren gleich angeordnet. Man spricht von einer ersten und zweiten **Meridionalfurche**, deren Kreuzungspunke den animalen (Richtungskörperchen) und den vegetativen Pol (vgl. oben u. S. 17; Fig. 14) ergeben, und von der dritten als **Äquatorialfurche**.

vegetative Pol, die Teilung ist aber immer noch total, wenn auch die Teilstücke ungleich sind.

Man unterscheidet das als totale (äquale oder inäquale) Furchung (holoblastische Eier) im Gegensatz zur partiellen, flächenhaften (meroblastische Eier). In letzterem Falle vermag das Protoplasma die große Menge des Nahrungsdotters nicht zu bewältigen, so daß nur noch die protoplasmareicheren Partien des Eies geteilt werden; nur der gefurchte Teil des Eies wird unmittelbar zum Aufbau des Embryos verwendet, die ungeteilte Hauptmenge wird als Wachstumsnährmaterial verwendet. Der Anordnung des Dotters nach unterscheidet man centrolecithale Eier, bei denen der Dotter konzentrisch um den Mittelpunkt des Eies angesammelt ist, und telolecithale Eier, die den Dotter besonders reichlich an einem Pol angehäuft zeigen, wodurch Kern und Protoplasma nach dem andern verdrängt werden (als Keim oder Keimscheibe an den animalen Pol). Die totale Furchung kann, wie erwähnt, äqual (Teilstücke von annähernd gleicher Größe und gleichem Dotterreichtum, Fig. 15) und inäqual sein (Keim gebildet von kleinen animalen dotterarmen und großen vegetativen dotterreichen Zellen, Fig. 14); die partielle Furchung ist entweder diskoidal (wegen starker Anhäufung des Dotters in der vegetativen Partie beschränkt sich die Furchung auf die Umgebung

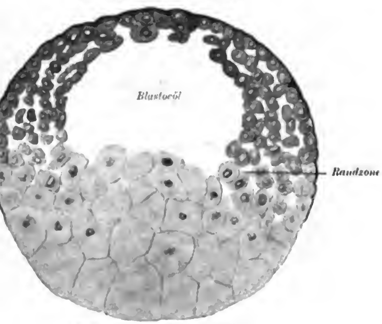


Fig. 14. Sagittalschnitt durch die Blastula des Frosches. Nach Bonnet. Vergr. 30 : 1.

des animalen Poles, die in eine Scheibe kleiner Zellen zerlegt wird) oder superfiziell (Dotter im Zentrum des Eies angehäuft; nur die Rinde des Eies zerfällt in Furchungszellen, die in einer oberflächlichen zusammenhängenden Schicht die ungefurchte zentrale Masse umhüllen [Arthropoden]). (Nach R. Hertwig und Bonnet.)

1. Holoblastische Eier mit totaler Furchung besitzen
   a) bei äqualer oder adäqualer Teilung:
      Amphioxus, vivipare Säugetiere, Mensch;
   b) bei inäqualer Teilung:
      Cyclostomen, Amphibien, Schmelzschupper.
2. Meroblastische Eier mit partieller Furchung
   mit inäqualer und diskoidaler Teilung weisen auf:
      Knochenfische, Haie, Reptilien, Vögel, ovipare Säuger.

Im weiteren Verlaufe der Furchung entsteht im Inneren des Eies eine von den Furchungszellen umschlossene Höhle, es bildet sich die uns schon bekannte (vgl. Abtg. I, S. 60/61 und 83/84) sog. **Blastula,** Fig. 14 (einschichtiger Keim), der bei den viviparen Säugetieren am

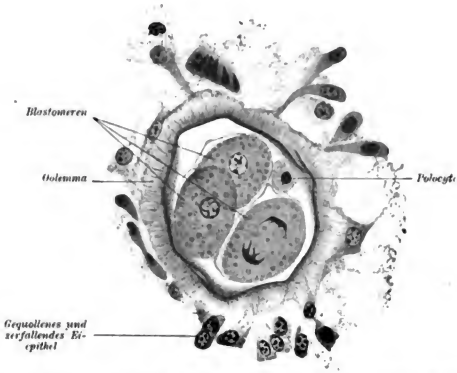


Fig. 15. Sich furchender Keim des Igels mit drei Blastomeren, davon die unterste in Teilung. Nach Bonnet. Vergr. etwa 750 : 1.

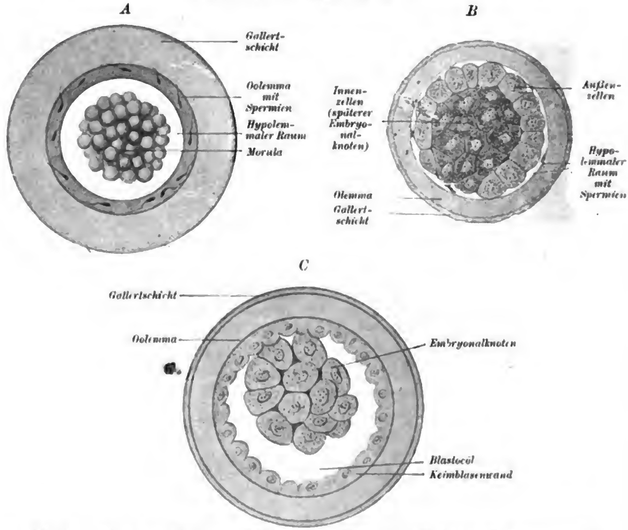


Fig. 16. *A* Morula des Kaninchens, Seitenansicht. *B* etwas ältere Morula des Kaninchens im optischen Durchschnitt. *C* Keimblase des Kaninchens mit Embryonalknoten im Durchschnitt. Nach van Beneden, aber mit zum Teil anderer Deutung und Bezeichnung.

animalen Pol ein knopfartig in die Keimhöhle (Blastocöl) hineinragender Rest von Furchungszellen (Blastomeren) anliegt: der Embryonalknoten, die erste Anlage des Embryos hier (Fig. 16 *C*). Allen vielzelligen Tieren ist, wie wir gleichfalls schon wissen (S. 60/61, 83, Abtg. I), als weiteres Entwicklungsstadium der zweischichtige Keim, die **Gastrula** (Fig. 17) eigen, die durch Einstülpung der Blastula am

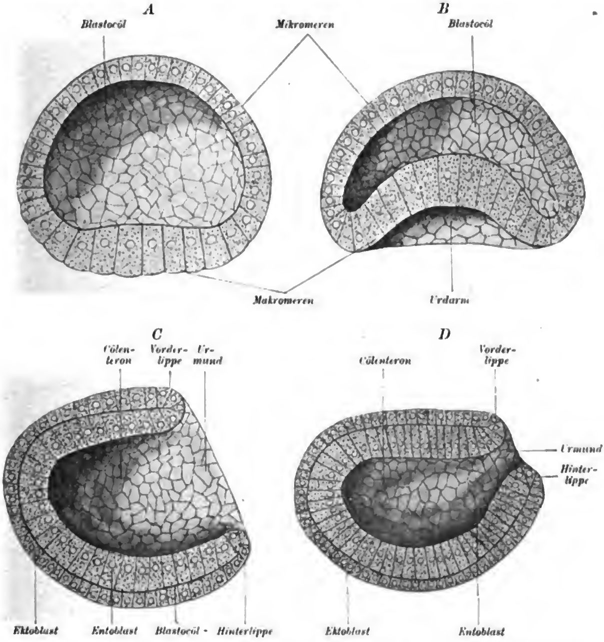


Fig. 17. Vier Medianschnitte, *A*, *B*, *C*, *D*, zur Gastrulation des Amphioxus, nach Hatschek; zum Teil mit anderer Bezeichnung.

vegetativen Pol entsteht. Wir unterscheiden an der Gastrula den Hohlraum (die Anlage des Darmes) oder den Urdarm, die Mündung des Hohlraumes, den Urmund, das äußere Keimblatt oder Ektoblast und das innere Keimblatt oder Entoblast. Bei den höheren Wirbeltieren ist die Gastrulation fast rudimentär (Bonnet), aber die Spuren dieses fundamentalen (Abtg. I, S. 60/61, 83) Vorganges sind überall, herauf bis zum Menschen nachzuweisen. Zu den beiden Keimblättern gesellt sich bei den höher organisierten Tieren noch ein drittes,

mittleres, der Mesoblast. Es nimmt seine Entstehung durch Einfaltung und Abschnürung eines Teiles des Entoblastepithels (Mesepithel) oder durch Auswanderung einzelner Entoblastzellen und Bildung eines Gallertgewebes (Mesenchym). Aus den drei Keimblättern entwickeln sich in der Folge durch Einfaltung des Zellmaterials der Keimblätter zu gesonderten Zellkomplexen und Umwandlung derselben in besonders geartete Gewebe oder, wie man sich ausdrückt, durch organologische und histologische Differenzierung die einzelnen Organe. Unbeschadet aller bei der Entwickelung der einzelnen Tierstämme auftretenden Verschiedenheiten kann man im allgemeinen sagen, daß dabei der Ektoblast der Epidermis samt ihren Anhängen und Drüsen, dem Nervensystem und den Sinnesepithelien ihre Entstehung verleiht, der Entoblast dem wichtigsten Teil des Darmes und seinen wesentlichen Drüsen, der Mesoblast den Muskeln, den Bindesubstanzen, den exkretorischen Organen ganz oder teilweise, zumeist auch den Geschlechtsorganen [1]). Während der Entwicklung befinden sich die Embryonen unserer höheren, eine direkte Entwicklung durchmachenden Tiere innerhalb schützender Eihüllen, deren äußerste in Verbindung mit der Schleimhaut des Uterus ist und mit ihren Blutgefäßen den Stoffaustausch zwischen dem Blute der Mutter und dem des Keimes vermittelt (siehe Abschnitt 6, B).

Zweites Kapitel.
Variation und Selektion.

Vor Besprechung der Erscheinungen und Regeln der Vererbung müssen wir uns vor allem mit den Tatsachen der Variation vertraut machen.

a) Variation.

Betrachten wir eine einer bestimmten Örtlichkeit entnommene beliebige, größere Anzahl unter scheinbar gleichen Existenzbedingungen lebender Individuen derselben Art, eine sog. „Population“, so finden wir trotz weitgehender Ähnlichkeit im allgemeinen und einzelnen bei allen doch wieder mehr oder minder große gegenseitige individuelle Unterschiede qualitativer [2]) (zum Beispiel verschiedene Augenfarbe) und erstlich quantitativer [3]) (zum Beispiel verschiedene Körperlänge) Art. Selbst die gleichnamigen Teile eines und desselben Individuums, wie die Blätter eines und desselben Baumes, **„variieren“** hinsichtlich Gestalt und Größe. Bekannte Beispiele bieten die „Variationsreihe“ der Blätter vom Kirschlorbeerbaum

[1]) Einzelheiten siehe: R. Bonnet, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1907. S. 62/64.

[2]) Vorhandensein oder Fehlen einer Eigenschaft (alternative Variation).

[3]) Auftreten einer bei allen Individuen vorhandenen Eigenschaft in verschiedenem Grade (Reihenvariation).

(de Vries), Fig. 18, oder einer Paramaecium- (Pantoffeltierchen-) Kultur (Jennings), Fig. 19. Diese Beispiele lassen sich, speziell für Färbungs- und Zeichnungscharaktere, Schädellänge, Hornlänge, Brustumfang usw., beliebig vermehren.

Die Betrachtung derartiger, für meßbare Eigenschaften leicht herstellbarer Reihen führt uns zumeist eine mehr oder minder große Zahl von Übergängen zwischen zwei Extremen vor. Man spricht hier von „kontinuierlicher" Variabilität, im Gegensatze zur „dis-

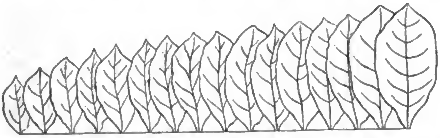


Fig. 18. Größenvariation der Blätter von Prunus Laurocerasus (de Vries). (Aus v. Gruber und Rüdin.)

kontinuierlichen", d. h. Fällen, bei denen eine solche reihenartige Anordnung nicht möglich ist.

Hinsichtlich der Verteilung der einzelnen „Varianten" auf die kontinuierliche Variationsreihe einer Population hat Quetelet zuerst eine Gesetzmäßigkeit dahingehend nachgewiesen, daß die Häufigkeit einer Variante um so kleiner wird, je mehr sie

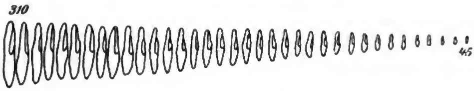


Fig. 19. Variationsreihe der Länge von 45—310 μ aus einer Paramaecium-Kultur. Im Anschluß an Jennings. (Aus Goldschmidt.)

sich nach der einen oder anderen („Plus"- oder „Minus"-) Seite vom mittleren Artcharakter entfernt, daß dagegen die Varianten, welche den mittleren Artcharakter aufweisen oder ihm nahe kommen, am zahlreichsten vorkommen: die Varianten „fluktuieren" um den Mittelwert, sie bilden eine „fluktuierende Reihe".

Die fluktuierende Variabilität läßt sich durch die sog. Quetelet-Galtonsche Kurve kennzeichnen [1]). Fig. 20 zeigt zum Beispiel die Kurve der fluktuierenden Variabilität hinsichtlich der Verteilung der Brustumfangsgröße bei 1516 Soldaten.

Diese Häufigkeitskurven stimmen nun, wie Quetelet feststellte, mit der binomialen Kurve, der sog. Gaußschen Fehlerkurve, überein (in der Figur gestrichelt) [2]).

[1]) Die Zahl der Individuen jeder Klasse wird durch die Länge der Ordinate dargestellt; die Klassen selbst werden auf der Abszisse abgetragen.

[2]) Nicht immer entspricht jedoch die Verteilung der Varianten auf die einzelnen Variationsgrößen dem Fehlergesetze (vgl. Anm. 3, S. 25).

Schon um Vergleichungen verschiedener Variationsreihen durchführen zu können, war es von großer Bedeutung, ein Maß[1]) für die Größe der Variabilität in einer solchen Reihe zu gewinnen, zumal bei der schwierig zu erfassenden quantitativen Variation. Galton hat hierfür das sog. „Quartil" angegeben. Ein noch exakteres Maß bietet die sog. „Standardabweichung" oder Streuung[2]) bzw. der Variationskoeffizient[3]). Diese Methode der Streuungsberechnung bietet auch die Möglichkeit einer Bearbeitung der Häufigkeit qualitativer Variationen.

Die erwähnten und hier nicht näher zu erörternden Berechnungs- und Darstellungsmethoden, die sich mit noch anderen, zum Beispiel für die Darstellung und Ermittelung vermuteter Variabilitätskorrelationen[4]), beim Ausbau der „Variationsstatistik" (Galton, Pearson u. a.), wie man diese Wissenschaft nennt, ergeben haben, ermöglichen vor allem die Feststellung der Fehlergrenzen, also ein exaktes wissenschaftliches Arbeiten mit den erhaltenen Versuchs- bzw. Beobachtungszahlen und sind deshalb auch für die Prüfung des Materials und die Verarbeitung der Ergebnisse von Zuchtwahl- (Selektions-) und Vererbungsversuchen von größter Bedeutung.

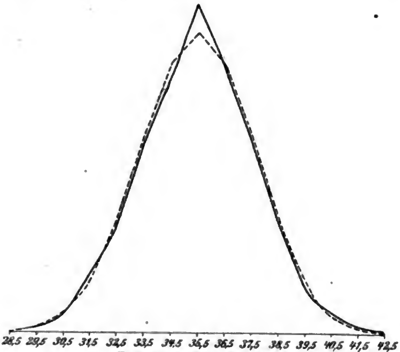


Fig. 20. Kurve der fluktuierenden Variation (Queteletsche Verteilungsregel). Verteilung von 1516 Soldaten nach ihrem Brustumfang. (Nach Quetelet bzw. v. Gruber und Rüdin.)

Welches sind nun zunächst die **Ursachen** des **Variierens** bzw. **der charakteristischen Art seines Auftretens** in Form der sog. Wahrscheinlichkeitskurve?

Wir gehen bei Untersuchung dieser Frage zweckmäßig nach de Vries von einer Population von 450 Bohnensamen aus, deren

[1]) Bezüglich eingehenderer Darstellung vgl. Kronacher, „Züchtungsbiologie" bzw. die dort vermerkte Literatur, vor allem Johannsen, Goldschmidt, v. Gruber und Rüdin usw.

[2]) σ = Quadratwurzel aus der Summe der Quadrate aller Abweichungen (vom Mittelwerte) geteilt durch die Summe der Abweichungen.

[3]) $\frac{\sigma \times 100}{M}$ (M = Mittelwert).

[4]) Das ist vermuteter gleichsinniger oder entgegengesetzter Variation zweier Merkmale in gegenseitigem Zusammenhang bzw. vermuteter Abhängigkeit einer Variation von bestimmten anderen variierenden Erscheinungen.

Länge zwischen 8 und 16 mm schwankt. Die Untersuchung ergibt nachstehende Variationsreihe:

Zahl der Bohnen. . . .	1	2	23	108	167	106	33	7	1
Länge nach Millimetern	8	9	10	11	12	13	14	15	16

Füllen wir nun in einen neun gleiche Abteilungen zeigenden hohen Glasbehälter diese neun Klassen von Bohnen der Reihe nach ein, so bilden dieselben eine Treppenkurve (Fig. 21 a, 21 b), die in sehr anschaulicher Weise die Verteilung der Bohnengrößen auf die einzelnen

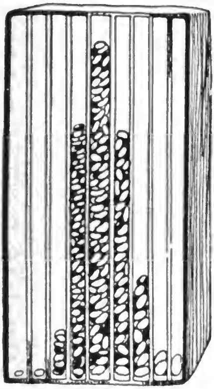


Fig. 21 a. Bohnentreppenkurve. (Nach Goldschmidt.)

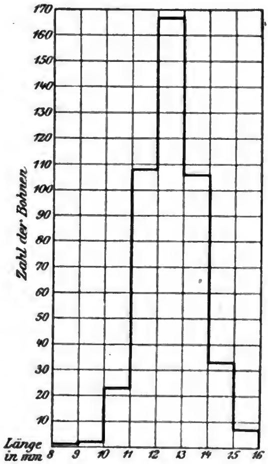


Fig. 21 b. Treppenkurve der Verteilung der Bohnen auf die einzelnen Größenklassen.

Klassen nach dem Queteletschen Gesetz vor Augen führt, d. h. ziemlich weitgehend der Gaußschen Fehlerkurve entspricht (vgl. Fig. 21 b: Kurve: Verteilung der 450 Bohnen nach der Größe).

Um nun festzustellen, wie diese Verschiedenheiten der Bohnengröße, bzw. gerade diese der Gaußschen Wahrscheinlichkeitskurve entsprechende Verteilung derselben zustande kommt, nehmen wir den Galtonschen Zufallsapparat (Fig. 22) zur Hand:

Die durch den Trichter eingelassenen und zwischen den Stiftenreihen über die geneigte Fläche den Fächern am Grunde zustrebenden Schrote bilden nämlich ebenfalls eine Treppenkurve. Die Ursache für das Entstehen dieser Treppenkurve tritt in dem Falle klar zutage: Jede der durch den

Trichter eingegossenen Schrotkugeln strebt auf geradem Wege dem Mittelfache zu. Auf diesem Wege stehen die Stifte als die Kugeln ablenkende Hindernisse entgegen. Bei jedem Aufstoßen auf einen der Stifte haben die Schrotkörner die gleiche Aussicht, nach rechts wie nach links abzuweichen. Diese durch die Stifte gebotenen, gleichmäßig nach rechts wie nach links wirkenden Behinderungen werden sich vielfach gegenseitig aufheben, so daß die große Zahl der Schrotkörner schließlich doch im Mittelfache landet. Für die anderen Schrotkörner wird sich eine Abweichung nach links oder rechts ergeben; dabei ist die Wahrscheinlichkeit für jede Seite gleich groß. Außer den vielen nach rechts und links wirkenden Hindernissen, deren Wirkungen sich gegenseitig aufheben, wird nämlich eine Anzahl auch nur einseitig wirken und die Kugeln in die seitlichen Fächer lenken. Je öfter eine solch einseitig ablenkende Wirkung nach der Entfernung des einzelnen Seitenfaches vom Mittelfache notwendig ist, desto seltener wird dieser Zufall auch werden. Den Ausdruck dieser Seltenheit bietet die mit der Entfernung der einzelnen Fächer vom Mittelfache abnehmende Zahl der in denselben niedergelegten Schrotkörner. Die in dem Apparate durch die Schrotsäulen der einzelnen Fächer gebildete Treppenkurve entspricht gleichfalls der binomialen Fehlerkurve.

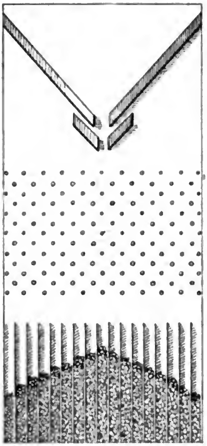


Fig. 22. Quinkunx. Galtons Apparat zur Darstellung des Gaußschen Fehlergesetzes.

Der, wie wir wissen, für die normale Art der Variabilität kennzeichnende Bohnenversuch und der Schrotkugelversuch zeigen somit den gleichen Ausfall. Hiernach käme jedem veränderlichen Merkmale der Organismen, wie hier der Bohnengröße, eine bestimmte mittlere Größe, ein bestimmter Mittelwert[1]) zu, um den sich die Abweichungen von demselben in symmetrischer Weise entsprechend der bei Berechnung der binomialen Formel entstehenden Zahlenverteilung gruppieren.

Bei der Entstehung bzw. Entwicklung der verschiedenen Bohnengrößen in der Natur werden nun die bei der Schrotkörnerverteilung für die Erreichung eines bestimmten Faches fördernd oder hindernd wirkenden Stifte ersetzt sein durch die die Erreichung einer bestimmten — unter oder über dem Mittelwerte stehenden — Bohnengröße hemmenden oder fördernden Einflüsse in den umgebenden Lebensverhältnissen, durch die Kombinationen der Außenbedingungen, die ihrerseits auch eine der Häufigkeit der Stiftwirkung — der Wahrscheinlichkeitskurve — entsprechende Verteilung zeigen:

Nimmt man nämlich, um einem Beispiel E. Baurs zu folgen, fünf verschiedene, die Bohnengröße fördernde und fünf entsprechende, dieselbe hemmende Faktoren an, so ergeben sich bei gleicher Wirksamkeit der einzelnen

[1]) Der gewissermaßen das individuelle Maß seiner Beschaffenheit in dieser Richtung darstellt (Johannsen).

Faktoren[1]) nach Seite der Beförderung oder Hemmung des Wachstums 32 verschiedene „Bedingungskonstellationen" (den Wirkungen der Stifte des Apparates entsprechend), unter denen die extrem günstigsten und extrem ungünstigsten am seltensten, die Konstellationen, in denen günstige und ungünstige Einflüsse sich die Wage halten, aber am häufigsten vertreten sind[2]). Die Häufigkeit der einzelnen Konstellationswerte stellt sich in Form einer Zahlenreihe dar, welche den Exponentenwerten des Binoms $(a + b)^n$, d. h. der Gaußschen Wahrscheinlichkeitskurve, identisch ist.

Geht nun, wie bei den Bohnen, der Änderung der Konstellationswerte auch die Änderung der Größe ungefähr parallel, so müssen auch extrem große und extrem kleine Bohnen entsprechend selten, die dazwischen liegenden Bohnengrößen dagegen um so häufiger sein, je mehr sie sich dem Mittel nähern. D. h.: die Zunahme der Häufigkeit der einzelnen Bohnengrößen wird in derselben Kurve erwartet werden müssen, in der die Häufigkeit der verschiedenen Konstellationswerte zunimmt — d. i. in der Zufallskurve[3]). Tatsächlich ist das, wie wir schon an dem eingangs erwähnten Beispiel der Verteilung der 450 Bohnen einer Population auf die einzelnen Größenklassen sehen konnten, der Fall, und zahlreiche weitere Untersuchungen an den verschiedensten Objekten haben die weitgehende Übereinstimmung zwischen den nach den theoretischen Erwägungen bei den Untersuchungen zu erwartenden und den bei den untersuchten Objekten wirklich gefundenen Zahlen festgestellt. Es treten jeweils mehr oder minder der Zufallskurve entsprechende Zahlenreihen zutage.

Ist nun tatsächlich die Übereinstimmung der bei solchen Untersuchungen auf statistischem Wege erhaltenen Kurve mit der Zufallskurve in den Gesetzen, nach denen sich die wirksamen Bedingungen kombinieren, begründet, sind diese charakteristischen **Erscheinungen der Variabilität** wirklich **der Ausdruck der äußeren Bedingungen,** so muß durch Veränderung dieser umgebenden Bedingungen auch eine Veränderung der Variabilität bzw. der ihr Ausdruck verleihenden Kurven zu erzielen sein; die Formen mit geringer Variabilität müssen durch wechselvollere Gestaltung der Lebensbedingungen zu stärkerem Variieren veranlaßt werden können, ebenso wie bei Formen mit sehr starker Variabilität durch eine möglichst gleichartige Gestaltung der Lebensbedingungen die Variabilität eine sehr bedeutende Einschränkung erfahren muß.

---

[1]) D. h. verursacht jeder beispielsweise eine Verbesserung bzw. eine Verschlechterung der Bedingungen um +1 bzw. —1.

[2]) D. h. hat sich, wie angenommen, von einer bestimmten Anzahl Bohnen jeweilig eine gleiche Anzahl unter einer der 32 verschiedenen Bedingungskonstellationen entwickelt, so werden nur je $^1/_{32}$ unter +5 und $^1/_{32}$ unter —5, je $^{10}/_{32}$ dagegen unter +1 bzw. —1 sich entwickelt haben.

[3]) Besteht in einem Falle nicht, wie in dem schematischen Baurschen Bohnenbeispiel, ein weitgehender Parallelismus zwischen den „Änderungen der Konstellationswerte der Außenbedingungen" und der „Änderung der betreffenden untersuchten Eigenschaft", so muß natürlich auch die sich ergebende Kurve mehr oder weniger von der Zufallskurve abweichen. Da der genannte Parallelismus nun aber tatsächlich nicht immer besteht, so treten aus diesem Grunde auch vielfach von der Zufallskurve abweichende Zahlenreihen bzw. Kurven zutage. (Einschenkelige, zweizipfelige Kurven.)

In der Tat ist es durch zahlreiche Versuche erwiesen, daß es erstlich leicht ist, unter willkürlich gewählten Lebensbedingungen den Variationsmittelwert zu verschieben, wie durch sehr wechselvolle oder sehr gleichheitliche Gestaltung der umgebenden Bedingungen die Variabilität zu steigern bzw. einzuschränken.

Als **beeinflussende Faktoren** kommen nach Ausweis der zahlreichen Versuche an Pflanzen und Tieren in Betracht: Licht[1]), Wärme, Luftfeuchtigkeit, Luftdruck, dann Art und Menge, Wasser-, Nährstoff- und speziell auch Mineral-(Salz-) Gehalt der Nahrung: — also **Einflüsse des Klimas und der Ernährung**, welch letztere ihrerseits wieder unter der Einwirkung der Bodenbeschaffenheit und der klimatischen Faktoren (der „Scholle") steht. Dazu kommen noch die Einflüsse der **Übung** auf die Gestaltung der Organe:

Bekannt sind ja hier unter anderem die auch später (Kap. 3 dieses Abschnittes: Vererbung) noch zu erwähnenden Versuche mit Schmetterlingen, bei denen man durch Einwirkung niedriger und hoher Temperaturen auf die Puppen oder durch veränderte Ernährung der Raupen (Dorfmeister, Weismann, Fischer, Standfuß usw. — Pictet) Abänderungen in der Färbung zu erzielen vermochte, ähnliche Versuche mit Käfern (besonders die berühmten Versuche Towers mit Koloradokäfern), weiter die Beeinflussung der Darmlänge bei Froschlarven je nach Verabreichung von Fleisch- oder Pflanzennahrung (Bábák) oder auch die Beeinflussung der Schwanzlänge und der Haardichte bei Mäusen und Ratten durch die Umgebungstemperaturen, unter denen die heranwachsenden Tiere gehalten werden, die Beeinflussung der Ausbildung des Herzens durch die Übung (Külbs) und zahlreiche ähnliche Versuche unterschiedlichster Art mehr. Verschiedene Versuche ergaben nicht allein die Tatsache, daß sich unter dem Einflusse der Außenbedingungen bestimmte Variationen verursachen lassen, sie erbrachten, wie verschiedene Schmetterlingsversuche lehren, sogar den Beweis, daß man durch Abstufung der die Veränderungen erzeugenden Lebensbedingungen auch fortlaufende Variationsreihen erhalten kann.

Wie die Versuche, so zeigt uns auch die tägliche Beobachtung in der Natur und vor allem die züchterische Praxis mehr oder minder auffallende Verschiedenheiten in der Ausgestaltung von Individuen der gleichen Art und Rasse unter dem Einflusse der Außenbedingungen. Besonders bekannt sind vor allem die Veränderungen, welche Tiere gleicher Rasse unter stark verschiedenen natürlichen und wirtschaftlichen Aufzucht- bzw. Lebensbedingungen erleiden; und wie beispielsweise allein durch die Ernährung die Entwicklung der Tiere im ganzen sowohl wie nach Ausbildung der einzelnen Organe beeinflußt zu werden vermag, dafür hat uns ja S. v. Nathusius mit seinen Fütterungsversuchen bei Schweinen klassische Beispiele geliefert. Er zog männ-

[1]) Bekannt sind ja auch die Wachstumsbeeinflussungen durch Röntgenstrahlen.

liche Wurfgeschwister gleicher Entwicklung bei ganz extremen Ernährungsbedingungen, bei extremer Mast einerseits und möglichst zulässig karger Ernährung andererseits, groß mit dem Erfolg, daß sich im Alter von 5½—6 Monaten neben den Besonderheiten in der Gestaltung der Organe allein Gewichtsunterschiede von 40,5 bzw. 57,5 kg ergaben (vgl. Abschnitt 7, A: Aufzucht).

Ein Beispiel des bestimmenden Einflusses der Ernährung führt uns der nebenstehend bildlich dargestellte, der Praxis entnommene Fall (Fig. 23) vor Augen.

Sind nun die nach der Zahl und Konstellation der umgebenden Bedingungen auch verschieden stark abgestuft erscheinenden fluktuierenden Variationsreihen der Populationen lediglich Folge und Ausdruck der einwirkenden Lebensbedingungen, oder liegen diesem Erscheinen mehr oder minder zahlreicher Varianten **noch andere Ursachen** zugrunde?



Orig.-Aufn. d. V.

Fig. 23. Einfluß der Ernährung auf die Körperentwicklung. Beide Ferkel entstammen einem Wurfe von acht Stück der Sau Nr. 140 der Weihenstephaner Edelschweineherde. Alle Ferkel waren bei der Geburt am 18. November 1914 gleichmäßig und gut entwickelt. Das eine der Ferkel bemächtigte sich von Anfang an der beiden vordersten Bruststriche der Sau, die es sehr gründlich nutzte. Die Folge der hervorragenden Ernährung zeigte sich denn auch in Bälde in der auffälligsten Weise: Das linksseitig dargestellte ist eines der sieben normal entwickelten, gesunden, munteren Ferkel des Wurfes, das rechtsseitige, das achte, anspruchsvolle, sich stets zweier Striche bedienende. Das normale Ferkel wog mit 17 Tagen (5. Dezember 1914) acht, das gemästete dagegen elf Pfund.

Allein werden die Außenbedingungen als bewirkende Ursache der Variation selbstverständlicherweise nur dann angesprochen werden können, wenn die von ihnen betroffenen Organismen und deren Organe alle das durchaus gleiche Entwicklungsvermögen und -bestreben besitzen, also bei ganz gleichen Umgebungsbedingungen auch vollkommen gleiche Ausbildung erfahren müssen:

Jeder Organismus nimmt nun, wie wir wissen, seine Entstehung aus den Geschlechtszellen. Die Geschlechtszellen müssen also die Fähigkeiten zur Entwicklung aller jener „Eigenschaften" enthalten, die im Individuum in Erscheinung treten und der Variation unterworfen sind. D. h. die Geschlechtszellen müssen die „innere Konstitution" besitzen, welche jene „Reaktionen" auf die wechselnden Faktoren der äußeren Lebenslage ermöglicht, als welche wir letzten Endes alle Lebensäußerungen, auch die Ausbildung und Formung der sich entwickelnden Gewebe oder Organe und Körperteile aufzufassen haben. Bezeichnen wir, ohne damit irgendeine bestimmte Vorstellung zu verknüpfen, die Träger bzw. Veranlasser dieser „Eigenschaften" in den Keimzellen mit Johannsen als „Gene" (Erbanlagen, Erbeinheiten, Erbfaktoren, Erbgrundlagen), so kommen wir zu dem Schlusse, daß an dem Individuum nur jene Eigenschaften sich an Hand der „Realisationsfaktoren" (Licht, Wärme, Wasser, Sauerstoff usw.) entwickeln und variieren können, zu denen die Geschlechtszellen seiner Erzeuger die „Gene" geliefert haben. Es kann sonach auch nur allen den Organismen

gleiches Entwicklungsvermögen für ihre körperlichen und physiologischen Merkmale und Eigenschaften eigen sein, die beobachteten Variationen der „Eigenschaften“ können als allein durch die umgebenden Bedingungen hervorgerufen nur bei jenen Individuen einer Population gelten, die identische Keimesanlagen besitzen — einen sog. **„Genotyp“**[1]) bilden: einen innerlich einheitlichen Eigenschaftstyp, dessen Mittelwert sich mit seinen sämtlichen Abweichern auf die gleichen Erbträger, die gleichen „Gene“ (die gleiche „genotypische Konstitution“) gründet[2]).

Trifft das nun für die Individuen einer sog. Population zu, bilden diese einen solchen bezüglich der einzelnen Eigenschaften **innerlich einheitlich** veranlagten Typ? —

Quetelet und ebenso Galton und seine Schüler nahmen als selbstverständlich an, daß die im allgemeinen weitgehende äußere Ähnlichkeit und vor allem die Regelmäßigkeit in der Verteilung der Individuen einer Population auf bestimmte Stufen der Ausbildung eines Merkmales in der inneren Einheitlichkeit der ganzen der Untersuchung unterstellten Population begründet sei; sie hielten den festgestellten Mittelwert tatsächlich für den Mittelwert, um den alle Individuen der Population bezüglich der jeweils fraglichen Eigenschaft auf Grund solch gleichheitlicher Veranlagung variieren. Galton[3]) und seine Schüler glaubten sich deshalb sogar auch berechtigt, an Hand variationsstatistischer Behandlung solchen Materiales Schlüsse über die Folgen der Zuchtwahl und die Erblichkeitsverhältnisse der einzelnen Eigenschaften zu ziehen.

Die neueren Untersuchungen von Johannsen u. a. haben aber klar erwiesen, daß sich aus der Tatsache des Bestehens einer Fluktuationsreihe für die Ausbildung eines Merkmales in einer Population, wie überhaupt aus der äußerlichen und rein statistischen Betrachtung des Materiales, keinerlei berechtigte Schlüsse auf die Einheitlichkeit der inneren Anlagen, der Erbgrundlagen für dieses Merkmal ziehen lassen; hierfür vielmehr allein der Ausfall des Zuchtexperimentes mittels Kreuzung bzw. die Prüfung des erblichen Verhaltens der einzelnen Individuen unter gleicher und veränderter Lebenslage hinreichenden Anhalt biete.

Im Folgenden wollen wir nun kurz die einschlägigen Untersuchungen Johannsens und anderer Forscher bzw. die Ergebnisse dieser Untersuchungen beispielsweise einer übersichtlichen Betrachtung unterstellen:

Bepflanzen wir ein Stück Gartenland mit einer „Population“ einer bestimmten Sorte von Bohnen, in diesem Falle mit Prinzeßbohnen (Phasaeolus vulgaris nana), so ergibt sich für das geerntete größere Quantum Bohnen bei Minimalgewichten von 20—25 cg und Maximalgewichten von 85—90 cg eine

[1]) = Anlagetyp, „Werdegangstyp“.

[2]) D. h., wie man sich technisch ausdrückt, „isogen“ sind.

[3]) Galton führte experimentelle und statistische Untersuchungen durch, erstere mit der wohlriechenden Waldplatterbse (Lathyrus odoratus), letztere auf verschiedene Eigenschaftsgrade und Charaktere, bei einem kleinen Teil der englischen Bevölkerung, auch bei Pferden und Hunden.

Variationskurve, deren Gipfel auf die Gewichtsklasse 50—55 cg trifft. Wählen wir nun aus dieser Ernte eine Bohne a mit 85 cg und eine solche b mit 20 cg zur Weiterzucht, so erhalten wir aus der Bohne a eine Nachzucht, die zwischen 40 und 90 cg variiert und den Kurvengipfel bei 60—65 cg hat, von der Bohne b aber eine Nachkommenschaft im Gewichte von 20—65 cg mit dem Kurvengipfel bei 45—50 cg. Die größere Bohne hat also durchschnittlich größere Nachkommen wie die kleine. Der Durchschnitt der Nachkommen von a ist aber kleiner als die Bohne a selber, der Durchschnitt von b größer, als b selbst war; die Auswahl der Varianten a und b hatte somit eine Verschiebung des Durchschnittes des Typs der Population in der Richtung der ausgewählten Varianten zur Folge.

Ein anderes Beispiel: Nimmt man mit Johannsen aus einer Population solcher Prinzeßbohnen eine einzige heraus und pflanzt sie aus, so erhält man aus der daraus erwachsenen Bohnenpflanze auch Bohnen verschiedener Größe[1]), die eine ganz typische Kurve der Bohnengröße ergeben. Wählen wir nun aus diesen Bohnen eine extrem große und eine extrem kleine aus und erziehen aus diesen beiden Bohnen Pflanzen unter denselben Bedingungen, unter denen auch schon die Elternpflanze erwachsen war, so trägt die aus der großen Bohne erwachsene Pflanze und die der kleinen Bohne entstammende Pflanze je eine Bohnenernte, welche genau die gleiche Kurve aufweisen. Die Auswahl, die Selektion der großen und der kleinen Bohne aus der Nachkommenschaft der einzigen Bohne hat keinerlei Erfolg nach Seite der Verschiebung der Durchschnittsgröße; ein solcher Erfolg ist auch nicht zu erzielen, wenn die Selektion auf „Groß“ bzw. „Klein“, wie Johannsen es tat, durch mehrere Generationen fortgesetzt wird.

Worauf beruht nun diese ganz verschiedene Wirkung der Selektion in der Population von Prinzeßbohnen einerseits und unter den Nachkommen der einzigen aus der Population entnommenen Bohne anderseits?

Wie Johannsen nachgewiesen hat, nur darauf, daß eine äußerlich ganz einheitlich erscheinende Bohnensorte, wie die Prinzeßbohnen, eben innerlich, genotypisch, durchaus nichts Einheitliches ist, sondern nur einen „Erscheinungstyp“, einen sog. **„Phänotyp“**[2]) (vgl. Fig. 25, 26 *A—E*, 27), ein Gemenge von „reinen Linien“ (s. u., nächster Absatz) darstellt, deren jede ihre typische Variationskurve hinsichtlich der Bohnengröße besitzt. Im ersten Falle hatten wir Vertreter verschiedener Erbtypen, verschiedener „reiner Linien“, ausgelesen, deren jeder eine eigene Variationskurve zukommt, und deshalb bei den Nachkommen jeder Bohne eine entsprechende Abweichung vom ursprünglichen Populationsmittel beobachtet. Im zweiten Falle dagegen besaßen große **und** kleine Bohne als Angehörige **derselben** „reinen Linie“ die gleichen „Gene“ für die untersuchte Eigenschaft und zeigten deshalb auch in ihren Nachkommen die gleiche Variationskurve bzw. die gleiche Durchschnittsgröße.

Unter einer **„reinen Linie“** versteht man nach Johannsen alle Individuen, die von einem **„homozygoten“**[3]), d. h. bezüglich der „Gene“ für eine be-

[1]) Wie wir wissen, infolge der verschiedenen „Bedingungskonstellationen“, unter denen sich die einzelnen Bohnen entwickeln: mehr oder minder günstige Belichtungsverhältnisse, große oder geringe Zahl von Blättern am Tragzweige, große Blätter bzw. kleine Blätter, geringe Zahl oder große Zahl von Hülsen am Tragzweige, große oder geringe Zahl von Bohnen in der Hülse usw. (E. Baur).

[2]) Alle Individuen mit einer bestimmten, äußerlich gleichen oder sehr ähnlich gestalteten Eigenschaft, — erscheinungsgleiche Individuen.

[3]) „Wenn die bei einer Befruchtung sich beteiligenden beiden Keimzellen (Gameten) genotypisch (also hinsichtlich ihrer Erbanlagen; d. V.) identisch sind, wie es z. B. in reinen Linien (von Störungen abgesehen) der Fall ist, so wird immer eine befruchtete Keimzelle („Zygote“) gebildet, die zweimal dieselbe genotypische Konstitution erhält; eine solche Zygote ist also gleichartig-doppelt. Sie wird Homozygote genannt und das sich aus ihr entwickelnde Individium als **homozygot** bezeichnet. Aus einem homozygoten Individuum werden normalerweise nur genotypisch gleiche Gameten entstehen: Kein Wunder, daß in reinen Linien die innere Konstitution festbleibt.“

stimmte Eigenschaft durchaus **gleichheitlich** veranlagten **Individuum** durch **Selbstbefruchtung** [oder auch Parthenogenese oder ungeschlechtliche Vermehrung[1])] **abstammen**: „Den Inbegriff aller Nachkommen eines unbedingt selbst-

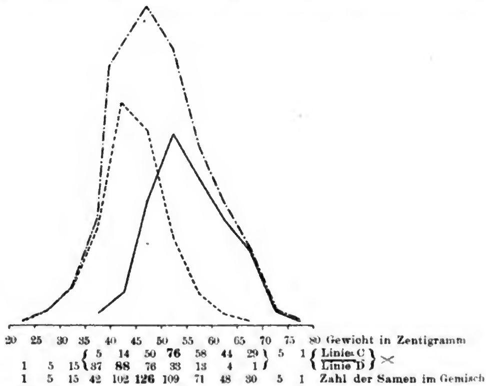


Fig. 24. Transgredierende Fluktuation. Zwei der „reinen Linien" Johannsens. ✕ Gemeinsames Modifikationsgebiet. (Zahlen aus der Ernte 1892.)

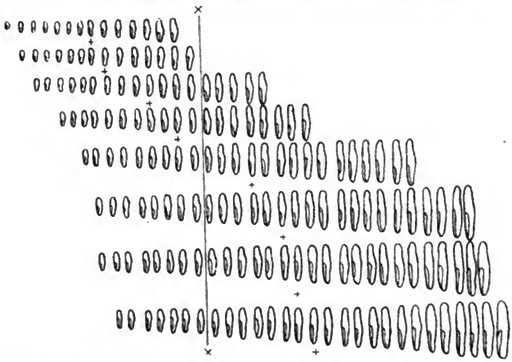


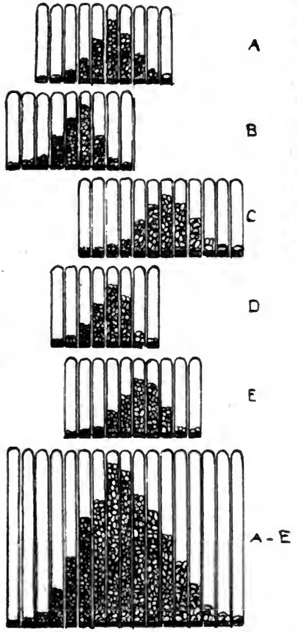
Fig. 25. Fluktuation in einer Population und in den acht die Population bildenden Linien von Paramaecium. (Nach Jennings.)
✕—✕ Mittelwert der Population, + Mittel der einzelnen reinen Linien.

befruchtenden Individuums, das nicht selbst Bastardnatur hat" (vorausgesetzt, daß die Selbstbefruchtung auch fortan geschieht) (Johannsen).

[1]) Bei ungeschlechtlich gebildeter Nachkommenschaft eines einzelnen Individuums spricht man nach Webers Vorschlag auch von „Klonen" (κλών = Zweig), statt „reinen Linien".

Die Zusammensetzung einer Population aus solchen „reinen Linien" ist nun schon deshalb nicht ohne weiteres zu erkennen, sondern erst durch das Zuchtexperiment festzustellen, weil die äußerlich sichtbaren Eigenschaften verschiedener Linien **„transgredierend fluktuieren"**:

Zwei oder mehr durch einen bestimmten Mittelwert in der Ausbildung eines äußeren Merkmales unterschiedene „reine Linien" können eine mehr oder minder große Anzahl von Individuen enthalten, welche das fragliche Merkmal in der gleichen Ausbildung zeigen. Fig. 24 zeigt zwei solcher reiner Linien mit einem Bohnengewichte von 35—80 cg bzw. 20 bis 70 cg und einem mittleren Samengewichte von 55,45 bzw. 44,62 cg. Sind



(Nach Johannsen aus Allg. Biologie.)

Fig. 26. Diagramm fünf reiner Linien (*A*, *B*, *C*, *D* u. *E*) von Bohnen, nach Längenmaß in Klassen geordnet und in Probierzylindern montiert. Die gleichwertigen Klassen der verschiedenen Linien sind senkrecht übereinander gestellt. Die verschiedenen Linien greifen in die Variationsgebiete einander sehr stark über; es wird meistens unmöglich sein, der individuellen Bohne anzusehen, welcher Linie sie angehört. Die unterste Bohnenreihe ist eine Population, aus der Summe der fünf reinen Linien gebildet. Die ganze Variantenverteilung in der Population und innerhalb der reinen Linien stimmt so weit überein, daß es unmöglich ist, a priori zu sagen, welche von den sechs Serien ein Gemenge ist. Jede der Einzelfiguren hätte als Illustration der allgemeinen Variabilität entsprechend verwendet werden können.

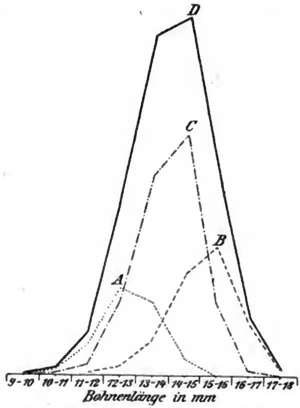


Fig. 27. Phänotyp und Genotyp nach Beobachtungen von Johannsen. (Nach v. Gruber und Rüdin.)

Kurve *A*: Verteilung der Nachkommenschaft einer kurzsamigen Bohnenrasse,
Kurve *B*: Verteilung der Nachkommenschaft einer langsamigen Bohnenrasse,
Kurve *C*: Verteilung der Nachkommenschaft eines Bastards von *A* und *B*,
Kurve *D*: Verteilung der gesamten Nachkommenschaft
} auf die einzelnen Bohnenlängen

(Fig. 20, gestrichelt.)

die beiden Linien gemischt, so erhält man einen Variationsspielraum von 20 bis 80 cg und ein mittleres Samengewicht von 48,07 cg, um das sich die Varianten des Gemisches ähnlich wie auch innerhalb der einzelnen Linien verteilen. Die

größte Anzahl der Samen gehört einem gemeinsamen Variationsgebiete an: dem Samengewichte von 35—65 (70) cg. Zu welcher von beiden Linien jede der innerhalb dieses gemeinsamen Variationsgebietes liegenden Bohnen gehört, läßt sich nicht nach dem Augenschein, sondern nur durch den Vererbungsversuch entscheiden.

Ein solches Gemisch durchaus konstanter Typen mit transgressiven Modifikationen stellte auch das Bohnenmaterial dar, von dem Johannsen bei seinen Versuchen ausging.

Und wie in diesem Falle, so verhält es sich nach Ausweis zahlreicher Untersuchungen, die wir z. T. nachher von anderem Gesichtspunkte aus noch betrachten werden (S. 36/37), bezüglich der Zusammensetzung der Populationen überhaupt, sie stellen „Phänotypen" dar (Fig. 25, 26 *A—E*, 27).

Die Ergebnisse der hier einschlägigen Versuche beantworten uns also zunächst die ursprünglich gestellte Frage nach den Ursachen der Variationsreihe einer Population dahin, daß in einer solchen „fluktuierenden Reihe" die **Unterschiede außer** durch die umgebenden Bedingungen **auch** durch innere Ursachen, **durch Verschiedenheiten in der Gengrundlage,** in der „genotypischen Konstitution", für die fragliche Eigenschaft **bedingt** sind (vgl. Fig. 25—27).

In der Regel werden natürlich **beide** Ursachen — die verschiedenartige Konstellation der Lebensbedingungen **und** die inneren Anlageverschiedenheiten — gleicherweise an der Ausgestaltung der Variationsreihe einer Population beteiligt sein.

Aus den Betrachtungen und Feststellungen über die Ursachen der Entstehung und Gestaltung der Variationsreihen in Populationen ergeben sich auch schon unvermittelt die **Ursachen der Variabilität,** — d. h. des Auftretens von Unterschieden in der Gestaltung bestimmter Eigenschaften der Organismen, — **in der Generationsfolge:**

Wenn zwischen Eltern und Kindern bzw. den einzelnen Nachkommen Unterschiede in der Gestaltung einer Eigenschaft auftreten, so können diese Verschiedenheiten nach dem Gehörten nur bedingt sein:

1. Bei **gleicher** Gengrundlage[1]) **durch** Verschiedenheiten in der **Art und Konstellation der äußeren Einflüsse** auf den Körper, — oder, wie man sagt, das „Soma", — (= alle Nichtkeimzellen des Körpers) in der Zeit seiner Entwicklung.

   Dabei vermögen sich die Außenfaktoren im allgemeinen oder hauptsächlich nur zu einer bestimmten Zeit der Entwicklung eines Merkmales Einfluß auf dessen Ausbildung zu verschaffen: in der sog. „kritischen" oder „sensiblen" Periode, die auch bei Tieren unter Umständen schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium gelegen sein kann; durch die Einwirkungen der umgebenden Lebensbedingungen kann die Verwirklichung bestimmter „Reaktionen" erleichtert

[1]) und damit natürlich gleicher „Reaktionsfähigkeit" auf die umgebenden Bedingungen.

oder erschwert, d. h. die Veranlagung zu gewissen Lebensäußerungen sowie die endgültige Ausformung der Körperorgane bestimmend beeinflußt werden. Die Abhängigkeit der einzelnen Eigenschaften von der Außenwelt hinsichtlich ihrer Ausgestaltung ist außerordentlich verschieden.

Die allein durch die Verschiedenheit der Umgebungsbedingungen hervorgerufenen Unterschiede in der individuellen Ausgestaltung eines an sich auf gleichheitlicher Gengrundlage beruhenden Merkmales bezeichnet man nach einem von E. Baur vorgeschlagenen Ausdrucke Nägelis als **„Modifikationen“** (oder mit L. Plate auch als **„Somationen“**).

Zu den Modifikationen zählen sowohl die durch äußere Einflüsse (Ernährung, Temperatur, Belichtung usw.) hervorgerufenen Schwankungen in der Größe, im Gewicht, in der Zahl der Teile, in der Farbenintensität, im Prozentgehalt an bestimmten Stoffen usw., wie durch die Wirkungen des Gebrauches (Muskelgebrauch!), durch mechanische Einflüsse (Verletzungen, Verstümmelungen) und Giftwirkungen (pathologische Veränderungen durch Infektionskrankheiten, Insektenstiche, Gifte) hervorgerufenen Unterschiede in der Ausbildung eines Merkmales oder Körperteiles; hierher zählt aber auch, worauf L. Plate sehr richtig hinweist, der geistige Besitz des Individuums (zum Beispiel die Muttersprache).

2. **Durch eine Verschiedenheit in den Erbgrundlagen:**

Diese kann ihrerseits verursacht sein:

a) Durch eine mittelbare oder unmittelbare Beeinflussung und **Veränderung der „Gene“** im Keimplasma:

Treffen äußere oder innere Einflüsse die Keimzellen eines Individuums in einer Weise, daß dadurch die Erbgrundlagen für eine bestimmte Eigenschaft in irgendwelcher Weise verändert werden, so werden natürlich auch die Nachkommen entsprechende Verschiedenheiten in der Ausgestaltung der fraglichen Eigenschaft aufweisen müssen, auch wenn sie sich unter ganz gleicher Lebenslage, wie seinerzeit die Eltern bzw. Stammeltern, entwickeln.

Veränderungen der „Gene“ werden theoretisch in Form von Abänderungen bzw. von Verlust vorhandener Erbanlagen oder von Auftreten neuer gedacht werden können.

Man bezeichnet diese Veränderungen in den Erbanlagen für bestimmte Eigenschaften — im Gegensatze zu den Modifikationen (Somationen) — als „Blastovariationen“ (Keimesvariationen) oder **„Mutationen“** im engeren Sinne des Wortes[1]). Näheres darüber an späterer Stelle (Kapitel III dieses Abschnittes: Vererbung).

[1]) L. Plate spricht in diesem Falle von „eigentlicher“ Mutation, „Idiomutation“.

b) Die Verschiedenheit der Erbgrundlagen kann aber auch verursacht sein **durch eine Neukombination** (Neuzusammenstellung) der Gene:

Erfolgt bei selbstbefruchtenden Individuen ausnahmsweise Fremdbefruchtung oder paaren sich innerhalb fremdbefruchtender Arten Individuen, die, wie das außerordentlich häufig, ja die Regel ist, für eine bestimmte Eigenschaft verschiedene Anlagen, verschiedene Gene, in ihren Keimzellen enthalten, so werden in den befruchteten Keimzellen natürlich ungleichartige Anlagen für die fragliche Eigenschaft zusammentreffen. Eine Tatsache, die sich äußerlich durch eine Verschiedenheit der aus den befruchteten Keimzellen hervorgegangenen Individuen nach Richtung dieser Eigenschaft von einem oder von beiden Eltern kennbar macht. Da sich aber die Anlagen für die einzelnen Eigenschaften nach Ausweis aller heute vorliegenden Untersuchungen im allgemeinen im Erbgange durchaus selbständig verhalten, so werden bei Gelegenheit der Keimzellenbildung der ungleichartig veranlagten, der **„heterozygoten"** [1]) Tochterindividuen die Gene für das fragliche Merkmal [2]) eine sehr verschiedene Verteilung erfahren, sich wieder trennen oder — je nachdem die Eigenschaft durch ein oder mehrere Gene bedingt wird — in der verschiedensten Weise vorübergehend oder dauernd kombinieren. Vorgänge, die sich nach außen hin durch das Wiederauftreten der reinen Großelterntypen, gemischte oder auch ganz neue Typen in der Folge der Generationen zu erkennen geben. Alles Verhältnisse, über die wir bei Besprechung der Mendelschen Vererbung noch Näheres erfahren werden (vgl. das Kapitel dieses Abschnittes über Vererbung: 3. Vererbung bei Kreuzung).

Derartige Veränderungen der Erbanlagen durch Neuzusammenstellung derselben in den Keimzellen an Hand der Bastardierung oder Kreuzung [3]) (je nachdem es sich um die Paarung Angehöriger verschiedener Arten oder Rassen handelt) bezeichnet man als **Neukombination** oder Mutation im weiteren Sinne des Wortes [4]). Sie haben, wie wir später noch hören werden, in der organischen Natur und im besonderen in der Tierzucht eine außerordentliche Bedeutung.

---

[1]) Im Gegensatze zu „homozygot". (Vgl. S. 29.) Werden bei der Befruchtung zwei Keimzellen (Gameten) von ungleicher genotypischer (Anlagen-) Beschaffenheit vereinigt, so wird die befruchtete Keimzelle (Zygote) ungeich-doppelt, eine Heterozygote; das aus dieser Zygote hervorgehende Individuum ist in seiner genotypischen Konstitution ungleichartig, **„heterozygot"**. Jede Kreuzung, d. h. jede Vereinigung zweier genotypisch nicht identischer Keimzellen zu einer befruchteten Keimzelle (Zygote), führt unmittelbar zur Bildung einer Heterozygote (n. Johannsen).

[2]) Bzw. „Merkmalspaar" (vgl. S. 97).

[3]) D. h. der Vereinigung genotypisch nicht identischer Keimzellen.

[4]) Kreuzungsmutation, Kombinationsmutation oder, wie L. Plate kurzweg sagt, „Amphimutation". Es ist zweckmäßig, den Ausdruck „Mutation" in diesem Sinne überhaupt nicht zu gebrauchen. (Vgl. S. 65/74: Mutation.)

b) Selektion.

Die Erkenntnis der verschiedenen Ursachen der Variation führt zu dem Schlusse, daß die einzelnen **Varianten** je nach ihrer Entstehungsgrundlage auch durchaus verschiedenen Wert für die Gestaltung der Nachkommen besitzen müssen. Das leitet uns zur Besprechung ihrer **Bedeutung** für die natürliche und künstliche Zuchtwahl, **für die Selektion:**

Bei der Paarung hinsichtlich einer bestimmten Eigenschaft „homozygoter" (mit gleicher Gengrundlage ausgestatteter)[1]) Individuen muß die Eigenschaft, so lange nicht einmal durch irgendwelche äußere oder innere Einflüsse Abänderungen der Erbanlagen (Mutationen) auftreten, erblich gleich („konstant") bleiben[2]). Die bei den Nachkommen in der Ausbildung der fraglichen Eigenschaft zur Beobachtung kommenden Unterschiedlichkeiten werden lediglich durch rein zufällige Einwirkung der sich in verschiedenster Weise kombinierenden (S. 24) Lebenslagefaktoren bewirkte, nicht erblich festgelegte „Modifikationen" (Somationen, S. 33) sein. Die Auswahl solcher nach der Plus- oder Minusseite vom kennzeichnenden Mittelwerte der Ausbildung der Eigenschaft abweichender Varianten wird deshalb **keinen** Erfolg nach Richtung der Steigerung oder Minderung des Mittelwertes der Eigenschaft bei den Nachkommen haben. Die Nachkommen werden vielmehr, gleichgültig nach welcher Richtung die Auswahl geht, im allgemeinen immer wieder zum ursprünglichen Mittelwerte der Eigenschaft zurückschlagen müssen; eine Wiederholung der ausgewählten Modifikationen (Somationen) bei den Nachkommen wird nur dann erfolgen, wenn letztere zufälligerweise unter den gleichen Lebensbedingungen wie die Vorfahren erwachsen.

In der Tat bestätigt auch die experimentelle Prüfung die theoretisch selbstverständliche Annahme, daß **innerhalb genotypisch-identischer**[3]), „homozygoter", **Bestände** die **Auslese von Varianten,** weil eben Modifikationen (Somationen), **erfolglos** ist; eine Auslese vielmehr die Abänderung des Eigenschaftsmittels nach der gewünschten Richtung in der Generationsfolge nur dann zu erzielen vermag, wenn Varianten allein oder gleichzeitig den Ausdruck genotypischer Verschiedenheiten, erblich festgelegter Unterschiede, bilden.

Das einwandfreiste Mittel zum Erhalt durchaus homozygoten Materiales und damit zur Prüfung des Satzes ist die in der Pflanzenzucht leicht mögliche Gewinnung sog. „reiner Linien" (S. 29):

Eine an sich für gewöhnlich selbstbefruchtende Pflanze wird durch strenge Selbstbefruchtung vermehrt, die Nachkommenschaft in größerer Zahl nachgezogen und auf die Gleichartigkeit hinsichtlich des untersuchten Merkmales geprüft. Erweist sich die Nachzucht nicht als durchaus gleichartig, sondern spaltet sie in mehrere Linien, so vermehrt man einige Individuen der ersten Generation wieder durch Selbstbefruchtung, sät die Samen jeder einzelnen Pflanze in ein gesondertes

[1]) Vgl. S. 29.
[2]) Die „Reaktionsnorm" bleibt die gleiche.
[3]) D. h. zu ein und demselben „Biotyp" gehörender: Organismen, die genotypisch identisch sind, werden als zu demselben Bio(= Lebens)typ gehörig bezeichnet.

3*

Beet und zieht sie unter gleichen Bedingungen wie die Elternpflanze groß. Es wird dann in der dritten Generation gelingen, Homozygoten, „reine Linien", zu erhalten. Die Reinheit stellt man durch Prüfung des Mittelwertes der Eigenschaft bei den Mutterpflanzen der zweiten und bei den einzelnen Nachkommen der dritten Generation fest: Schlagen die verschiedensten Varianten der letzteren stets wieder zu dem Mittelwerte der Stammpflanze zweiter Generation zurück, so wird diese homozygot gewesen sein, man hat eine „reine Linie" vor sich.

Die bekanntesten und grundlegenden **Versuche mit Selektion in reinen Linien** sind die Versuche Johannsens mit der Prinzeßbohne, aus denen wir schon diesbezügliche Beispiele kennengelernt haben (S. 28/29). Johannsen nahm Selektionsversuche in reinen Linien von Prinzeßbohnen auf Gewicht, Länge und Breite vor und setzte, wie schon früher angedeutet wurde, die Auslese nach gleicher Richtung, teilweise sogar durch sechs Generationen, fort, **ohne** einen Erfolg zu erzielen, also ohne den Mittelwert des jeweils untersuchten Genotyps ändern zu können.

Den Untersuchungen mit Prinzeßbohnen hat Johannsen solche mit Gerstenarten hinsichtlich des Merkmales „Schartigkeit"[1] angeschlossen, bei denen er zu gleichen Ergebnissen kam.

Solch negatives Ergebnis bei der Selektion in reinen Linien erzielte auch Fruhwirth bei einem Versuche, bei der Erbse die Zahl der Hülsen durch stete Auslese der Individuen mit der höchsten Hülsenzahl durch sechs Generationen zu steigern; weiter mit einem Versuche der Beeinflussung der Dichte der Ähren nach oben oder unten bei der zweizeiligen Gerste. Auch Love konnte durch Auswahl von Modifikationen bei der Erbse keine Abweichungen vom Mittel in der Höhe, der Zahl der Schoten, der Zahl der Internodien, der Zahl der Erbsen, im Gewichte der Erbsen erzielen.

Da wir im Tierreiche reine Selbstbefruchter nicht besitzen, so läßt sich das Tierexperiment dem Pflanzenversuch nicht vollkommen gleich gestalten. Ein den „reinen Linien" der selbstbefruchtenden Pflanzen zwar nicht gleiches, aber ihm weitgehend nahekommendes Material ist im niederen Tierreiche in Gestalt der „Elementararten"[2] vorhanden bzw. an der Hand gründlicher Analyse zu gewinnen. Bei höheren Tieren ist natürlich der Ausdruck „reine Linie" in seinem ursprünglichen Sinne überhaupt nicht zu verwenden, es kann sich hier nur um Gewinnung nach ihren Keimesanlagen bezüglich bestimmter Eigenschaften vollkommen einheitlicher, „reiner", „homozygoter" Stämme handeln.

Die vorliegenden zoologischen Versuche[3] vor allem mit Paramaecium

---

[1]) Die reifen Ähren enthalten leere Stellen (Scharten), weil eine Anzahl der jungen Fruchtknoten sich nicht zu Körnern entwickeln.

[2]) Die niederste Kategorie spezifisch verschiedener Formen in der zoologischen Systematik. Elementararten können innerhalb guter Arten in großer Zahl vorhanden sein. Sie treten sehr oft an verschiedenen Lokalitäten auf und werden dann als „Lokalrassen" (— nicht zu verwechseln mit den „Standortsvarietäten", den „Lebenslagevariationen", die durch gleiche äußerliche Bedingungen ineinander übergeführt werden können —) bezeichnet. Die Elementararten sind konstant. Ob es sich im jeweiligen Falle um eine „Elementarart" oder um eine „Standortsvarietät" handelt, ist natürlich nur durch das Vererbungsexperiment zu unterscheiden (nach R. Goldschmidt).

[3]) Bei den höheren Tieren ist es natürlich infolge der bestehenden Kreuzbefruchtung unter Umständen sehr schwer, bezüglich einer bestimmten Eigenschaft „reinrassige", homozygote, Individuen zu erhalten. Um festzustellen, ob es sich bei den Unterschieden in der Ausbildung eines Merkmales an den Individuen einer fluktuierenden Variationsreihe hier im Einzelfalle um Modifikationen (Somationen) oder in den Erbgrundlagen begründete Verschiedenheiten handelt, müßte man extreme Glieder der Reihe von der Plus- und von der Minusseite paaren und den Mittelwert der unter gleichen Verhältnissen erwachsenen Nachkommen bezüglich der Ausbildung der betreffenden Eigenschaft feststellen, der im Falle des Vorliegens von Modifikationen (Somationen) dem Mittelwerte der Population gleichen müßte. Oder es wäre auch die Abhängigkeit der Variationsreihe von den äußeren Faktoren zu prüfen, wobei für Modifikationen (Somationen) die Variationsbreite bei starker

(Jennings), mit Daphnien von Woltereck, aber auch die Versuche mit Schmetterlingen und erstlich mit dem Koloradokäfer (Tower) haben eine Bestätigung der Untersuchungen Johannsens ergeben.

Von besonderem Interesse für den **Tierzüchter** sind die Versuche von Pearl und Surface, welche das Verhalten der Eierproduktion, d. h. der durch Pearson als erblicher Faktor erwiesenen Fruchtbarkeit von Hühnern, bei Selektion prüften[1]). Auch ihre Untersuchungen weisen nach Richtung der bei der Selektion in „reinen Linien" gemachten Erfahrungen[2]), geben uns aber zugleich ein Beispiel für die Wirkung der Selektion in genotypisch gemischten Beständen:

1. Es wurde ohne Blutauffrischung, aber auch ohne enge Verwandtschaftszucht durch zwölf Jahre (seit 1898) Selektion in einem gemischten Bestande, einer „Population" von (zum Schlusse 600) Plymouth-Rocks getrieben, und dabei wurden nur die Hennen zur Weiterzucht ausgewählt, die in ihrem ersten Jahre mehr als 160 Eier legten; vom Jahre 1900 ab wurden nur Hähne aufgestellt, deren Mütter in ihrem ersten Jahre mehr als 200 Eier produzierten. Der Durchschnitt aller Hühner betrug 140 bis 145 Eier jährlich. Eine verbessernde Wirkung auf die Eierproduktion ist durch diese Art der Auslese nicht eingetreten; ebenso ist die Variationsbreite der Leistung innerhalb des Bestandes infolge der Selektion nicht kleiner geworden, sondern gleich geblieben, die Zahl der geringeren Legerinnen ist sogar etwas gestiegen.

Eine große Anzahl der Hennen mit einer Legeleistung von mindestens 160 Eiern wird nichts weiter als Plusvarianten aus Linien mit durchschnittlich niedriger Legeleistung dargestellt haben, während umgekehrt viele der ausgeschiedenen Tiere mit einer Legeleistung unter 160 Eiern nur Minusvarianten von Linien mit durchschnittlich hoher Legeleistung waren. So wurden vielfach einerseits Tiere mit einer Vererbungsfähigkeit durchschnittlich niedriger Legeleistung zur Weiterzucht ausgewählt, anderseits Tiere mit einer Vererbung durchschnittlich hoher Legeleistung von der Zucht ausgeschlossen und dadurch im Zusammenhang mit der Mischung der Erbanlagen bei der Fortpflanzung ein Rückschlag erzielt, der das Durchschnittsergebnis der Eierproduktion eben auf seiner ursprünglichen Höhe hielt.

In einem weiteren Versuche wurden 850 Hennen desselben Bestandes, deren Mütter im ersten Jahre 200 oder mehr Eier (250 Tiere) bzw. mehr als 150—200 (600 Tiere) Eier gelegt hatten, auf ihre Leistung geprüft. Es ergab sich keine Korrelation zwischen Mutter und Tochter in bezug auf ihre Eierproduktion; die besseren Legerinnen unter den Nachkommen waren nicht durchweg die Töchter der besseren Mütter, sondern entstammten gleichmäßig den Müttern aus verschiedenen Produktionsklassen. Auch auf diesem Wege der Prüfung zeigte die Zuchtwahl im Gesamtbestande negativen Erfolg. Ähnlich verhielt es sich bei einem weiteren Versuche bezüglich der „Hatching Quality", d. h. der Eigenschaft eines Tieres, Eier zu produzieren, aus denen, wenn sie befruchtet werden, ein hoher Prozentsatz bzw. ein niedriger

---

Verschiedenheit der Lebensbedingungen stark zunehmen, bei möglichst gleichartiger Lebenslage stark eingeschränkt werden müßte (nach Plate).

[1]) Die Fruchtbarkeit scheint hier durch mehrere (gleichgerichtete) Erbeinheiten bedingt zu sein. Homozygote Stämme (sog. „Blutlinien") sind offenbar noch nicht vorhanden, wohl aber solche mit einer Genemischung für überwiegend hohe oder überwiegend geringe Fruchtbarkeit. Aus diesen Stämmen lassen sich dann wieder Genotypen mit hoher bzw. niederer Leistung isolieren.

[2]) Außer auf die (auch im nachstehend bezeichneten Sammelreferat angegebenen) Original-Veröffentlichungen der genannten Autoren verweise ich hier Interessenten im besonderen auf den Aufsatz A. Walthers: „Experimentelle Studien über die Wirkung der Selektion". Sammelreferat. Jahrbuch für wissenschaftliche und praktische Tierzucht. Hannover 1912. S. 400 ff.

Prozentsatz von Kücken ausschlüpft (eine Eigenschaft, die nebenbei bemerkt unabhängig von hoher Eierproduktion ist).

2. Wohl aber konnten aus demselben Stamme von Plymouth-Rocks Linien **isoliert** werden, die durch eine **sehr niedrige** bzw. eine **sehr hohe** Eierproduktion des Durchschnittes ihrer Nachkommenschaft ausgezeichnet waren. Dabei zeigte es sich, daß Linien mit sehr hoher Eierproduktion ebenso häufig von Tieren mit einer sehr niedrigen, wie auch von Tieren mit einer sehr hohen Eierproduktion ableiteten, und umgekehrt: D. h. die Beschaffenheit eines Tieres aus einem gemischten Bestande vermag nichts über seinen Wert als Zuchttier bezüglich bestimmter Eigenschaften zu sagen. Nicht das äußerlich in Erscheinung Tretende, nur die Beschaffenheit der Erbanlagen ist hierfür maßgebend.

Innerhalb von Pearl isolierter **reiner** (homozygoter) **Linien** (Stämme) bei Hühnern vermochte **ein Einfluß der Selektion** auf die Eierproduktion **nicht** festgestellt zu werden.

Den Erfolg der Zuchtwahl in einem gemischten Bestande, **wenn** reine Linien isoliert und weitergezüchtet wurden, zeigen die Versuche Pearls, die an demselben, eingangs erwähnten Stamm von Plymouth-Rocks angestellt wurden: durch dauernde Auswahl von Tieren, die einer Linie, einem Stamm, angehörten, in dem eine durchschnittlich hohe Eierproduktion erblich übertragen wurde, — gleichgültig, ob das Tier selbst gerade hohe oder niedrige Produktion zeigte, — konnte man zum Beispiel die Durchschnitts-Winterlegeleistung (1. November bis 1. März) des Gesamtbestandes von 16 (1907/08) auf 50,6, als Durchschnitt aller Linien mit hoher Produktion bringen (1908/1911). (Durchschnitt aller Linien mit niedriger Produktion zusammen: 17,0.)

Die bisherigen Versuche bezüglich der Wirkung der **Selektion** wären dahin zu deuten:

Die Auslese in **gemischten** Beständen (Populationen) **kann,** sie **muß aber nicht** von Erfolg sein. **Ist** sie, wie in der Tierzucht häufig, von Erfolg begleitet, so beruht dieser darauf, **daß** eine Anzahl der in dem Gemisch vorhandenen oder in der Folge der Generationen zur Abspaltung gelangenden Typen ausgeschieden werden [1]) und so die wenigen verbleibenden oder schließlich sogar **ein Typ** (Linie, Stamm) zur **Isolierung** gelangen. Dieser weist unter gleichen äußeren Verhältnissen stets eine ganz bestimmte Variationskurve für die jeweils in Frage stehende Eigenschaft auf, da seine Gene für diese Eigenschaft identisch sind. Innerhalb eines solchen hinsichtlich seiner Erbanlagen einheitlichen Types hat die Selektion dann keine weitere Wirkung, außer es geht in den Erbanlagen eine Veränderung vor sich, und es werden dann zufällig oder absichtlich Individuen mit solch veränderten Erbanlagen ausgelesen, — ein Fall, den wir später noch zu betrachten haben werden [2]).

Die Zuchtwahl schafft somit im Falle des Erfolges durch die fortgesetzte Auslese dem gewünschten Zuchtziele möglichst nahekommender Varianten keine neuen Typen, es findet nicht, wie dies verschiedentlich angenommen (s. S. 50 u. a. O.) wurde, eine andauernde Steigerung des Zuchterfolges nach der gewünschten Richtung durch das Zuchtwahlverfahren statt: Die Selektion trennt nur die ursprünglich schon vorhandenen Typen, und ist der Typ, welcher die der Zuchtwahl unterworfene Eigenschaft durchschnittlich in der

[1]) Durch Auswahl von Varianten zur Weiterzucht, die keiner dieser ausgeschiedenen Typen (Linien) angehören.

[2]) Vgl. „Mutation“ (S. 33, 65/74).

wünschenswertesten Ausbildung zeigt, von den übrigen getrennt, so vermag eine noch so lange dauernde Auslese der unter dem Einflusse der umgebenden Bedingungen innerhalb des bestimmten, begrenzten Variationsspielraumes auftretenden Plus- oder Minusvarianten keine Steigerung oder Verminderung in der Ausbildung dieser Eigenschaft mehr hervorzurufen, — außer, wie gesagt, bei einer Veränderung der der Eigenschaft zugrunde liegenden einheitlichen Erbanlagen.

Was uns aber als **Züchter** noch besonders interessiert, ist die uns bekannt gewordene Tatsache, daß die persönlichen Eigenschaften eines Zuchttieres „reiner" Zucht (und natürlich noch weniger aus gemischtem Bestande) noch nichts Sicheres über den Erbtyp zu sagen vermögen, dem es hinsichtlich der fraglichen Merkmale und Leistungen angehört. Auch bei sehr vorteilhafter Ausbildung einer gewünschten Eigenschaft kann es sich um eine Plusvariante eines Erbtypes von durchschnittlich niedriger Ausbildung der betreffenden Eigenschaft handeln, während vielleicht ein Tier mit weniger vorteilhafter Ausgestaltung fraglicher Eigenschaft einem Erbtyp mit viel höherem Durchschnittswerte angehört:

Eine nachdrückliche Mahnung, bei der Wertung eines Tieres für die Zucht die Beschaffenheit seiner **Nachkommenschaft** hinsichtlich der fraglichen Eigenschaften tunlichst weitgehend in Rechnung zu stellen.

Ist nun nach dem Ausgeführten die gerade in der Tierzucht nach Möglichkeit allenthalben geübte **Auswahl der besten Varianten,** der besten Vertreter besonders geschätzter Eigenschaften in bezüglich dieser Eigenschaften homozygot veranlagten Beständen, nutzlos und überflüssig? —

Abgesehen davon, daß homozygote Bestände bezüglich vieler Eigenschaften bzw. Eigenschaftsanlagen auch innerhalb sog. „reiner" Rassen in der Tierzucht nicht allzuhäufig sind, also zumeist noch die Möglichkeit der Isolierung vorhandener Erbtypen und damit der Verbesserung der Rassen und Stämme in oben dargelegtem Sinne besteht, muß diese Frage auf das Bestimmteste **verneint** werden. Verneint werden, auch wenn man die trotz ausgedehntester Versuche von der Wissenschaft bis heute ja mit keinerlei vollgültigem Beweise belegte Annahme von der Vererbung „erworbener Eigenschaften" ablehnt, d. h. die Annahme, daß unter Umständen die durch äußere Einflüsse bewirkten somatischen Abänderungen (Modifikationen) an das Keimplasma „übertragen" und damit erblich werden könnten. Ein Fall, der ja von grundlegender Bedeutung für die Auffassung des Betriebes und der Erfolge der Zuchtwahl und damit für die praktische Züchtung ist; wir werden uns mit ihm im Laufe dieses Abschnittes (Kap. 3, 3) noch eingehender zu befassen haben.

Die Auswahl extremer Modifikationen (Somationen) rechtfertigt sich aus folgenden Gründen:

Da extreme Modifikationen (Somationen) nur durch extreme Reize der Umgebung entstehen, so besteht gerade in einem solchen Falle am

ehesten die Möglichkeit, daß die Reize gleichzeitig unmittelbar das Keimplasma getroffen und dort eine der äußeren Gestaltung der fraglichen Eigenschaft bzw. Lebensäußerung gleichsinnige Veränderung der Erbanlagen veranlaßt, den Mittelwert der Eigenschaft somit in der gewünschten Richtung verschoben haben, daß also eine Mutation (S. 33) bewirkt worden ist. Durch Auswahl einer solchen „Mutation" wäre also Gelegenheit zur Begründung eines neuen, günstigen Erbtyps geboten.

An zweiter Stelle besitzen die gewählten günstigen Modifikationen (Somationen) wirtschaftliche Vorzüge, welche unter Umständen allein schon ihre Auswahl rechtfertigen und fordern würden.

Im besonderen aber vermögen die körperlichen Vorzüge[1]) solcher Modifikationen (Somationen) in vielen Fällen auch, ohne erblich zu sein, die Nachkommen in ihrer Eigenschaftung günstig zu beeinflussen in Form der sog. **„Nachwirkungen"**[2]) (s. S. 49 u. a. O.), zum Beispiel durch Bildung sehr widerstandsfähiger, reichlich mit Ernährungsmaterial versehener, mit günstiger Stoffwechselrichtung ausgestatteter Keimzellen u. Ä. mehr. Wir werden auch hierauf bei Besprechung des Problemes der „Vererbung erworbener Eigenschaften" noch zurückkommen.

Bei der Auswahl von Modifikationen (Somationen) muß der Züchter sich nur stets **der** Tatsache bewußt bleiben, daß er durch die Selektion dieser Art von Varianten den genotypischen Mittelwert der der Zuchtwahl unterworfenen Eigenschaft nicht zu verschieben vermag.

Drittes Kapitel.

Vererbung.

Die Arbeit des Tierzüchters gipfelt in dem Bestreben, von seinen Zuchttieren eine Nachzucht zu erhalten, welche die für die Nutzung der Tiere wünschenswerten Eigenschaften in bestmöglicher Ausbildung aufweist. Zu diesem Zwecke benutzt er nach Tunlichkeit nur Individuen zur Zucht, die selbst und durch ihre Vorfahren diese wünschenswerten Eigenschaften in entsprechender Ausbildung besitzen, in der Erwartung, daß sie dieselben auch auf ihre Nachzucht „übertragen", d. h. ihnen die Fähigkeit verleihen, diese gleichen Eigenschaften selbst wieder zu entwickeln. Er rechnet also mit der **„Vererbung"**, das ist mit dem Wiederinerscheinungtreten elterlicher bzw. vorelterlicher Eigenschaften bei den Nachkommen.

Auffallende Beispiele solchen Wiedererscheinens elterlicher und

---

[1]) Bzw. die durch die bewirkenden Lebensbedingungen gesetzten Allgemeinveränderungen am Körper.

[2]) L. Kießling, Weihenstephan, hat in langfristigen Versuchen (Ztschr. f. Pflanzenzüchtung III, S. 81—1915) bei der Gerste außer der Linienvererbung von Stickstoffgehalt und Korngröße auch den bedeutsamen Einfluß der Nachwirkung bei gleichzeitigem Mangel dauernder Selektionserfolge in reinen Linien nachgewiesen.

voreltlerlicher Merkmale und Eigenschaften, — seien es nun eigentümliche Körperbildungen, Farben und Abzeichen, Leistungen, Temperamentanlagen, Mißbildungen, Krankheiten usw., — bei allen oder einem Teile der Nachkommen sind jedem Tierzüchter geläufig, und nachstehend geben wir bildlich Fälle hartnäckigen Wiederauftauchens einer bestimmten Abzeichenverteilung (Fig. 28 a—e) bzw. einer auffälligen Haarbeschaffenheit (Fig. 29 a—c) in der Generationsfolge bei Rindern wieder; Fig. 30 *I, II, III* zeigt uns die Vererbung typischer Kopfform beim Rind, Fig. 31 a, b einen Fall von starker Ähnlichkeit des Gesamttypus zwischen Vater und Tochter, Fig. 32 a, b, c, d endlich die Vererbung einer Unterkieferverkürzung bei der Ziege.

Eine genaue Kenntnis der Vorgänge bzw. der Gesetze der Vererbung, d. h. der Voraussetzungen und Bedingungen, unter denen bestimmte Eigenschaften bei den Nachkommen in gleicher Weise wie bei den Eltern wieder in Erscheinung treten, eröffnete dem Züchter die Aussicht, die ihm nutzbaren Tiere bis zu einem gewissen Grade mehr oder minder willkürlich und seinen Zwecken entsprechend zu formen. Kein Wunder, daß gerade die Tierzuchtwissenschaft mit an erster Stelle nach Erkenntnis der Gesetze strebt, nach denen sich die Gestaltung der Nachkommenschaft, zunächst ihrer Veranlagung nach, vollzieht.

Soll eine wörtliche Begriffsfestlegung für den Ausdruck **„Vererbung“** allen Voraussetzungen gerecht werden, so stoßen wir einigermaßen auf Schwierigkeiten. Zunächst ist es schon durchaus anfechtbar, wie üblich geworden, von einer „Übertragung“ der Eigenschaften zu sprechen, da es ja nach dem heutigen Stande der Forschung wohl dasselbe Keimplasma (s. II dieses Kap.: Keimzellenforschung) ist, das den gleichermaßen seinem Wesen entsprechenden Körpern [1]) des Elters und des Nachkommen ihre Entstehung gibt. Gleicherweise sollten die Entstehung des Kindes aus einer vom elterlichen Organismus erzeugten Zelle, der Mechanismus der Vererbung, die beim Nachkommen vorhandenen Anlagen und die schließlich tatsächlich in Erscheinung tretenden Eigenschaften bei der wörtlichen Begriffsfestlegung Berücksichtigung finden. Das ist aber schlechthin unmöglich. **Vererbung** könnte man, in Anlehnung an eine gelegentliche Äußerung Plates, wie folgt definieren: **„Vererbung** ist das gesetzmäßige Wiedererscheinen einer elterlichen oder voreltlerlichen Eigenschaft auf Grund innerer Faktoren.“

Aber auch diese wörtliche Begriffsfestlegung entspricht, wie uns schon die Ausführungen über Variation und Selektion klarlegten, nicht voll neuzeitlicher biologischer Denkweise und Anschauung:

Die heutige (experimentelle) Vererbungsforschung arbeitet ja nicht mehr mit fertigen Charakteren, nicht mehr mit ausgebildeten „Eigenschaften“, nachdem diese ja, wie wir wissen, jeweils lediglich den Ausdruck der Einwirkung der umgebenden Lebensbedingungen auf die

---

[1]) Eingehendere Erörterungen über dieses Thema finden sich in C. Kronacher, „Züchtungsbiologie“, S. 34/39; dort ist gleichzeitig auch auf einen großen Teil der erstlich in Frage kommenden Spezialliteratur verwiesen.



Phot. J. Selmayr.

Fig. 28a. Kuh 334. 1901 aus dem Simmentale eingeführt.



Phot. J. Selmayr.

Fig. 28 b, c. Kuh 475, geb. 30. November 1902. Tochter von 334, in der Mutter eingeführt, mit Kalb; letzteres (vom Bullen Hans) die spätere Kuh Nr. 549.



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 28 d. Tochter von 549, vom Bullen Benno, die spätere Kuh Nr. 716.



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 28 e. Kalb von 716, geb. 1915, vom Bullen Paul.

Ein typisches Beispiel der Vererbung einer mütterlichen Eigenschaft durch fünf Generationen: **Vererbung der Haarpigmentverteilung.**

Sämtliche fünf Tiere zeigen, trotz verschiedener Väter, in auffallender Weise im Großen dieselbe Verteilung des Haarpigmentes; ein Fall, wir er uns gerade bei Höhen-Fleckvieh in dieser Art noch nicht bekannt geworden ist.

Die Tiere befanden und befinden sich im Besitze des Herrn Schloßgutsbesitzers J. Selmayr-Erching, dessen Freundlichkeit wir auch zwei der Bilder (a, b, c) verdanken. Es waren noch zwei weitere Tiere, von 475 und 549 stammend (Ochse und Kuh), mit gleicher Zeichnung vorhanden, von denen Bilder leider nicht mehr beschafft zu werden vermochten, da sie unerwartet zu Verlust gingen.



Fig. 29 a. Kuh Nr. 282. Orig.-Aufn. d. Verf.



Fig. 29 b. Kalb von Kuh Nr. 282. Orig.-Aufn. d. Verf.



Fig. 29 c. Tochter von 282 erwachsen (das Kalb: Fig. 29 b). Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 29. Vererbung auffallender Haarbeschaffenheit beim Rind.

Im Versuchsstalle des Milchwirtschaftlichen Institutes der Landwirtschaftlichen Akademie Weihenstephan befand sich eine Kuh Nr. 203[1]), die durch ihre stark gelockte, feine Behaarung auffiel. Sie entstammte dem Stalle des von der Akademie übernommenen Veitshofes und war dorthin aus dem Stalle des Klosters St. Anna in Freising als Kalb erworben worden. Ihre Mutter soll die gleich feine, stark gekräuselte Behaarung besessen haben, auch ihre sämtlichen vier, von vier verschiedenen Bullen stammenden Kälber wiesen diese mehr oder weniger starke Lockung der Haare auf. Zwei davon wurden zur Zucht aufgestellt: das eine, als Kalbin[2]) gedeckt von dem mit ihm in keiner Weise verwandten Bullen „Amann", brachte wieder ein stark gekraustes Kalb[3]); in gleicher Weise hatte das andere, spätere Kuh 282 (Fig. 29a), vom Bullen „Froh" wieder zwei gekrauste Kälber: 1 Kalb, weiblich, O.-Nr. 4, geb. 10. Juli 1913 (Fig. 29b), Kalbin (Fig. 29c); 1 Kalb, männlich, geb. 6. Oktober 1915, geschlachtet, sehr stark gekraust. — Wir sehen hier von der Mutterseite ein auffallendes Merkmal schon in der vierten Generation in deutlich ausgeprägtem Maße erhalten.

in der befruchteten Keimzelle niedergelegt gewesenen Entwicklungsmöglichkeiten darstellen: Wir fassen die Lebensäußerungen, die fertigen Organgestaltungen, die wir uns als „Eigenschaften" zu bezeichnen gewöhnt haben, auf als Ausdruck der in der befruchteten Keimzelle vorhandenen „inneren Konstitution", welche die „Reaktionsnorm" auf die in der Folge einwirkenden umgebenden Umgebungsbedingungen bestimmt. Die Lebensäußerungen und Körpergestaltungen sind als „Reaktionen" der in den grundlegenden Keimzellen gegebenen inneren Konstitution auf die verschiedentlich wechselnden Faktoren der Lebenslage zu denken. Diese Reaktionsnorm, die spezifische Reaktionsfähigkeit, die bestimmte Art und Weise, auf die Einwirkung der äußeren Faktoren zu antworten, sind das Vererbbare, nicht die „Eigenschaften" an sich:

Besitzen die befruchteten Keimzellen, aus denen Eltern und Kinder sich entwickelt haben, gleiche innere Konstitution (S. 27), gehören sie zum gleichen Genotyp, der dieselben genotypischen Elemente (Gene, Erbfaktoren, Erbanlagen usw., S. 27) umfaßt, so wird die ihnen auf Grund dessen eigene gleiche spezifische Reaktionsfähigkeit bei gleichen umgebenden Bedingungen auch die gleichen Lebensäußerungen, die gleiche Ausgestaltung der Körperorgane in Erscheinung treten lassen.

Wir werden sonach Johannsen beipflichten müssen, wenn er **„Vererbung"** definiert als Anwesenheit gleicher genotypischer Elemente (Gene) in Eltern und Nachkommen.

Volle Erblichkeit[4]) wird somit, wie sich ja schon aus den bisherigen Darlegungen ergibt, nur bei Homozygoten (S. 29, d. i. nach Richtung ihrer Gene vollkommen gleichheitlich veranlagten Individuen) zu bestehen vermögen, da ja die genotypische Konstitution aller Kinder

[1]) Von der wir leider kein Bild besitzen.
[2]) Verkauft nach Halbergmoos.
[3]) Verkauft nach Brandau.
[4]) Bei geschlechtlicher Fortpflanzung.

I II III



Phot. Grainer, Traunstein.

Fig. 30. **Typische Vererbung der Kopfform beim Rinde.**

I Der bekannte Fleckviehbulle „A k t i o n ä r" der s. Zt. Dr. Vopeliusschen Zucht in Amalienburg bei Gmund a. Tegernsee.
II Eine T o c h t e r von „Aktionär". „Bellista 433", von „Aktionär 787" und „Bella 114".
III Ein „Aktionär"-S o h n „Florens", von „Aktionär 787" aus „Flora 147".

einer Homozygote[1]) gewöhnlich[2]) mit der genotypischen Konstitution der Eltern ganz übereinstimmt (Johannsen).

Gemäß der gegebenen Begriffsfestlegung und entsprechend unseren Ausführungen über die Ursachen der Variation müssen alle **die** Vorgänge und Zustände als **Scheinvererbung** angesprochen werden, welche in der Generationsfolge bestimmte Eigenschaften (Lebensäußerungen



a



b Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 31 *a*, *b*. Starke Ähnlichkeit im Gesamttyp bei Vater und Tochter.
Eber „Sieger" der Rauhenzahnerschen Zucht in Düllstadt und Tochter.

und Merkmale) an den Individuen regelmäßig wieder in gleicher oder doch sehr ähnlicher Ausbildung zutage treten lassen, **ohne** daß diese Ähnlichkeit durch spezifische innere Ursachen, durch die Gleichheit spezifischer Erbanlagen (Gene) bedingt ist.

Hierher zählen:

die Gleichheitlichkeit körperlicher Allgemeinreaktionen auf äußere Einwirkungen; —

[1]) Bzw. zweier isogener (S. 28) Homozygoten = befruchtete Keimzelle.
[2]) Außer bei Eintritt einer Mutation (S. 33).



Fig. 32a. Bock „Hans“.



Fig. 32d. Lamm „Dora“.



Fig. 32b. Lamm „Biene“.



Fig. 32c. Lamm „Mieke“.

Interessanter Fall der **Vererbung einer Mißbildung** bei der Ziege[1]):

Der mit einem sog. „Karpfenmaul“ (Brachygnathia inferior), d. h. einem zu kurzen Unterkiefer, behaftete Bock „Hans“ (Fig. 32 a) des Harzziegenzuchtvereins Schöningen in Braunschweig erzeugte eine Anzahl von Lämmern, welche die gleiche Mißbildung aufwiesen. Zwei von diesen Lämmern, „Biene“ und „Mieke“ (Fig. 32 b, c), wurden im darauffolgenden Herbst von ihrem Vater gedeckt. „Biene“ hatte von „Hans“ nicht aufgenommen; das von „Hans“ und „Mieke“ stammende Incest-Zuchtprodukt, das Lamm „Dora“ (Fig. 32 d), zeigte wieder die dem Vater eigene Mißbildung. Auch mit anderen Ziegen hat der Bock im darauffolgenden Jahre wieder eine Anzahl Lämmer mit zu kurzem Unterkiefer erzeugt. Weitere derartige Paarungen konnten leider aus wirtschaftlichen Gründen nicht mehr vorgenommen werden.

[1]) A. Machens, Vererbung einer Mißbildung bei Ziegen. „Tierärztl. Rundschau“ 1914, Nr. 31.

die schon (S. 40) erwähnten sog. „Nachwirkungen“ ursprünglicher Zustände an den Nachkommen trotz Änderung der umgebenden Lebensbedingungen: So werden große Samen recht reichlich ernährter Pflanzen auch in mittelmäßigem Boden gut gedeihen und somit in der ersten und vielleicht noch der zweiten Generation eine Vererbung elterlicher Eigenschaften vortäuschen. Ähnlich verhält es sich mit Embryonen unter sehr günstigen Verhältnissen lebender Elterntiere. Dem Tierzüchter ist ja die Tatsache geläufig, daß die besonders geschätzten wirtschaftlichen Eigenschaften der Tiere eingeführter hochkultivierter Rassen erst allmählich im Verlaufe einiger Generationen verloren gehen. Im Mutterleibe eingeführte oder auch an Ort und Stelle erzeugte Nachkommen solcher aus sehr günstigen Lebensbedingungen stammender, reichernährter Individuen weisen auf Grund besserer embryonaler Ernährung vor allem in erster Generation noch nicht den in späteren Generationen unter ungünstigeren Lebensverhältnissen zustande kommenden auffallenden Rückgang in der Körperbildung und im Stoffwechsel auf. Verhältnisse, auf die wir an anderer Stelle noch wiederholt zurückkommen werden; —

die Übertragung von Immunitätsstoffen durch die Mutter oder die Übermittlung spezifischer Plasmabestandteile nach Art der Chromoblasten und Stärkebildner bei Pflanzen; —

die Übertragung von artfremden Stoffen, wie von Farbstoffen durch das Ei[1]); —

die Übertragung von symbiotischen (nützlichen, indifferenten, schädlichen) Organismen auf Eier oder Embryonen (Plate).

Vererbungsforschung.

Es erscheint als selbstverständlich, daß man einem so wichtigen, grundlegenden Probleme auf verschiedenen Wegen zuleibe rückte; und mannigfaltig sind denn in der Tat die Wege, auf denen die Erblichkeitsforschung der Lösung ihrer Aufgabe zustrebt.

In der Hauptsache sind es zwei große Richtungen, von denen die eine sich die Ergründung der Vererbungsregeln zur Aufgabe gesetzt hat, während die andere, einschließlich der Entwicklungsmechanik, „die Erkenntnis der ursächlichen Momente der Regulierung des gesamten Vererbungsprozesses und der „Übertragung“ (des Wiedererscheinens) der elterlichen Eigenschaften nach den eben vorliegenden ganz bestimmten Regeln erstrebt“. — Eine Verbindung der Ergebnisse der beiden Forschungsrichtungen ergäbe dann die Vererbungsgesetze[2]).

---

[1]) Vgl. auch C. Kronacher, Züchtungsbiologie. S. 131.

[2]) Von einem Gesetze kann man eben in der Biologie nur sprechen, „wenn alle wirksamen Faktoren ermittelt sind und so das Geschehene als eine beständige, unter gleichen Umständen stets in gleicher Weise zutreffende, voraus zu berechnende Wirkung erscheint“. Regeln dagegen sind „der Ausdruck eines Häufigkeitsverhältnisses des empirischen Vorkommens“ (Roux).

I. Mathematisch-biometrische und genealogische Methode.

a) Einer der Methoden der Erblichkeitsforschung, der **mathematisch-biometrischen**, welche die „Erscheinungen der gesetzmäßigen Verteilung der Eigenschaften[1]) durch eine Reihe von Generationen beobachtet", sind wir schon begegnet.

Galton und seine Schüler haben an der Hand der variationsstatistischen Methode Untersuchungen darüber angestellt, ob und inwieweit quantitative Variationen der Individuen einer „Population" vererblich seien oder nicht.

Auf Grund seiner Untersuchungen über die Erblichkeit der Größe beim Menschen bzw. der Samengröße bei Lathyrus stellte Galton fest, daß die Nachkommen von Eltern, die starke Plus- oder Minusabweicher darstellen, sich wieder mehr dem Mittel der Population nähern. Er formulierte hiernach sein berühmtes „Rückschlagsgesetz", nach dem hinsichtlich quantitativer Eigenschaften das Erbteil von den Eltern zwei Drittel des Wertes der fraglichen Eigenschaft betrüge, um ein Drittel ein Rückschlag zum Mittel der Population stattfinde. Wäre das tatsächlich der Fall, so müßte es natürlich an Hand dauernder Auslese gleichgerichteter Variationen — durch **„Selektion"** — allezeit möglich sein, allmählich neue Rassen und Arten aus einer Population herauszuzüchten. Nach den Galtonschen Feststellungen wäre der Anteil der Ahnen an der Gesamtabweichung des Individuums vom Populations-(Rassen-)Mittel[2]) für die Eltern auf ein Halb, die Großeltern auf ein Viertel, die Urgroßeltern auf ein Achtel, die Ururgroßeltern auf ein Sechzehntel usw. festzusetzen (Gesetz vom Ahnenerbe). Beide Gesetze hat aber die moderne experimentelle Vererbungsforschung als auf einem zur Schlußfolgerung ungeeigneten Material aufgebaut und deshalb als Fehlschlüsse erwiesen:

Die Regelmäßigkeit der Verteilung der Individuen einer „Population" auf gewisse Grade oder Klassen eines quantitativen Merkmals beweist nach den uns bekannt gewordenen Untersuchungen Johannsens u. a. noch in keiner Weise, wie Galton und seine Schüler annahmen, die innere Einheitlichkeit solch äußerlich einheitlich sich gebenden, zur Beobachtung der Vererbungserscheinungen benutzten Materials; denn der beobachtete Mittelwert stellt noch lange nicht den mittleren Typ dar, um den alle in der Population vereinigten Individuen variieren. Eine der Zufallskurve ähnliche Gestaltung der Variationskurve solchen Materials kann der Ausdruck nichterblicher und erblicher Verschiedenheiten sein. Die ersteren kommen zustande allein durch Einwirkung der Umgebungsbedingungen auf bezüglich der fraglichen Eigenschaften innerlich (genotypisch) einheitlich veranlagtes Material; die letzteren sind dagegen veranlaßt dadurch, daß die Eigenschaftsgrundlagen in den Erbmassen, denen die Tiere entstammen, die Entwicklungsmöglichkeiten hinsichtlich der in Betracht kommenden Eigen-

[1]) Die mathematisch-biometrische Methode arbeitet in der Hauptsache mit Merkmalen quantitativen Charakters.

[2]) An dem „Ahnenerbe".

schaft nicht identisch waren. Die Populationskurve umfaßt natürlich in der Regel beide Arten von Verschiedenheiten. Die Zusammensetzung einer Population aus verschiedenen einheitlichen Typen ist nun aber, wie wir wissen (S. 29), vielfach äußerlich nicht erkennbar, da die Kurven der einzelnen Typen („reinen Linien“, „Elementararten“, Stämme) transgredieren (Fig. 24, S. 30, und auch Fig. 27, S. 31), d. h. eine mehr oder minder große Anzahl von Individuen der einzelnen Typen das fragliche Merkmal in gleicher Ausbildung zeigt. Nur der sorgfältig durchgeführte Vererbungsversuch vermag hier eine Erkennung bzw. Trennung zu bewirken.

Ein Beispiel bietet uns die Paramäcium-Population nach Jennings (s. Fig. 25 dies. Abtg.), die durch Individualauslese in acht reine Linien zerlegt wurde. Die Darstellung der Verteilung der einzelnen Individuen auf die verschiedenen Größenklassen in Kurvenform würde sowohl für die ganze Population als auch für die einzelnen Linien der Zufallskurve ähnliche Kurven ergeben. Und doch sind sehr erhebliche Unterschiede zwischen dem Mittelwert der gesamten Population und den Mittelwerten der einzelnen in ihr vereinigten reinen Linien. Die Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Individuen der Population sind durch grundverschiedene Ursachen, — verschiedene Gengrundlagen innerhalb der einzelnen Linien bzw. Einwirkung der Umweltbedingungen auf die Individuen der verschiedenen reinen Linien, — bewirkt und deshalb in ihrer Erblichkeit durchaus verschieden.

Die statistische Methode arbeitet also mit biologisch unanalysiertem, unter Umständen durchaus heterogenem Material und ist deshalb in alleiniger Anwendung für die Lösung des Vererbungsproblemes als nicht brauchbar zu erachten.

Daß die mathematisch-biometrische Methode in ihrer alleinigen Anwendung nicht geeignet ist, uns das Vererbungsproblem zu erschließen, ändert nichts an der außerordentlichen Bedeutung der Variationsstatistik für die Analyse des der biologischen Beobachtung unterstellten Materiales überhaupt, — besonders dort, wo, wie beim Menschen, planmäßige Versuche ausgeschlossen sind, — und vor allem für die rechnerische Prüfung und Ausnutzung der aus dem Vererbungsexperiment gewonnenen Ergebnisse. Johannsen hatte recht, wenn er einmal bemerkte, daß die Erblichkeitsforschung ebenso unter der geringen zahlentechnischen Schulung der Biologen wie umgekehrt darunter zu leiden hatte, daß die mathematisch gebildeten Forscher der entsprechenden morphologischen und physiologischen Vorkenntnisse entbehrten.

b) Die **genealogische** Methode befaßt sich mit der Feststellung der Aszendenz einer Familie bzw. der Wiederkehr bestimmter Merkmale und Eigenschaften in der Generationsfolge nach rückwärts.

Zunächst für die Erblichkeitsforschung beim Menschen bestimmt, vermag sie besonders dort, wo die Herdebücher an Hand genauer, zahlengemäßer Aufzeichnungen und guter, brauchbarer Photographien hinreichende Aufklärung über Körperbildung und Leistungen sowie Krankheitsanlagen der Vorfahrenindividuen zu geben vermögen, auch in der Tierzucht in Gestalt der Stammbaumforschung sehr wertvolle, auch praktisch verwertbare Aufschlüsse zu bringen und vor allem auch den anderen Methoden der Erb-

lichkeitsforschung teilweise Grundlagen und Hilfen zu bieten. Ersteres zumal so lange diese anderen Methoden, vor allem die experimentelle Vererbungslehre, noch nicht weit genug in ihren Erkenntnissen vorgeschritten sind, um der praktischen Züchtung weitgehende, verwendbare Spezial-Arbeitsregeln an die Hand zu geben.

Wir werden in dem Abschnitte über „Züchtung" (Abschn. 6 A. Abtg. IV) noch eingehender hierauf zurückkommen.

II. Keimzellenforschung.

Bei den Tieren mit äußerer Befruchtung wird der materielle Zusammenhang zwischen den Eltern und den Nachkommen nur durch die Geschlechtszellen vermittelt. Väterliche und mütterliche Keimzellen bilden, wie wir wissen, in ihrer Vereinigung die Grundlage für das neue Individuum. Die Keimzellen allein können also jene Substanz enthalten, welche die Gleichheit bzw. Ähnlichkeit zwischen Eltern und Kindern bewirkt, die „Vererbungssubstanz", den „Genotyp" (S. 28), der den „Inbegriff aller Entwicklungsmöglichkeiten" für das werdende Individuum darstellt und der ganzen Reaktionskette, als welche die individuelle Entwicklung aufzufassen ist, zugrunde liegt. An der Hand dieser Tatsache lag es nahe, aus den Vorgängen, welche sich in den Keimzellen vor, bei und nach der Befruchtung abspielen, vor allem die Ursachen, welche der Regelung des Vererbungsprozesses, der „Übertragung" der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen zugrunde liegen, und das gesetzmäßige Verhalten des Vererbungssubstrates zu erschließen.

Diese Untersuchungsrichtung in der Vererbungsforschung bezeichnen wir als „Vererbungszytologie" (Vererbungs-Keimzellenforschung).

Zwei Fragen sind es eigentlich, wie Weismann schon betont hat, in die sich nach Seite erwähnter Forschungsrichtung das Vererbungsproblem kleidet: die Frage, wie die Vereinigung aller Anlagen des Organismus in den Fortpflanzungszellen zustande kommt, und die weitere, welche Kräfte diese Anlagen beim Aufbau des Nachkommen-Individuums zur Entfaltung bringen, und zwar in der auch bei den Eltern innegehaltenen Reihenfolge.

Kontinuität des Keimplasmas.

Unter den verschiedenen Erklärungsversuchen, welche uns zunächst eine teilweise Beantwortung dieser eben gestellten Fragen geben und eine Grundlage für die Vorstellung der Vererbungsvorgänge vermitteln sollen, nimmt die Lehre von der **Kontinuität des Keimplasmas** eine hervorragende Stelle ein:

Es ist die Vorstellung, daß die Keimzellen unmittelbar aus den elterlichen Keimzellen ihre Entstehung nehmen; die Masse des Keimplasmas (Idioplasmas), welches die Vererbung vermittelt, wird in den gewissermaßen die Ammen darstellenden Individuen zwar vermehrt, es wird aber von Generation zu Generation in der ununterbrochenen Linie der „Keimbahn" übertragen, es besteht eine „Kontinuität" des Keimplasmas von der mütter-

lichen Keimzelle zur Keimzelle der Tochter. Man hätte sich (Weismann) diese Vorgänge in der Weise vorzustellen, „daß bei der Eifurchung und im ferneren Verlaufe der Entwicklung des Körpers ein Teil des Keimplasmas nicht verbraucht wird, sondern zur Bildung der Keimzellen des in der Formung begriffenen Individuums Verwendung findet. Tatsache und Erscheinungen der Vererbung hätten also zum Ende ihre Erklärung in einer Übereinstimmung der

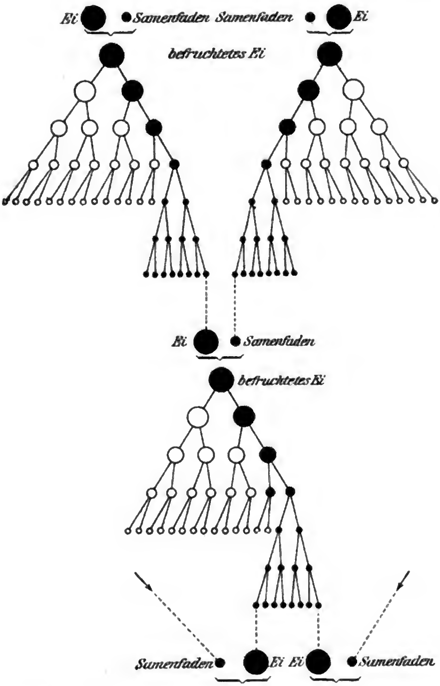


Fig. 38. Schema, darstellend die Abstammung der Fortpflanzungszellen und Körper-(Soma-)Zellen aus dem befruchteten Ei. Die schwarzen Kreise stellen die Zellen der Keimbahn, die weißen die Zellen des Somas (Körperzellen) dar. (Nach Hesse aus v. Gruber und Rüdin.)

Nur aus einer der beiden Tochterzellen des befruchteten Eies entstehen Sexualmutterzellen und in der Folge die Geschlechtszellen des Individuums, die, wenn sie Gelegenheit finden, sich mit einer Geschlechtszelle eines zweiten Individuums zu vereinigen, in dem neu entstehenden Körper (Soma) weiterleben, während der alte Körper (Soma) abstirbt. Aber auch dort liefert wieder nur eine der beiden ersten, aus der Teilung der befruchteten Eizelle hervorgehenden Zellen des neuen Individuums Fortpflanzungszellen, ein Vorgang, der sich in der Folge stets in gleicher Weise wiederholt.

Keimzellen, des Ausgangspunktes, dem kindlicher und elterlicher Organismus in gleicher Weise entstammen"[1]).

Fig. 33 gibt eine Veranschaulichung der Art, wie man sich schematisch den Vorgang der Kontinuität des Keimplasmas zu denken hat. Die weißen Kreise bedeuten die Zellen des „Somas" (Körper, alle Nichtkeimzellen), die schwarzen Kreise stellen die Zellen der Keimbahn vor. Das befruchtete Ei teilt sich in zwei Tochterzellen. Eine derselben (die weiße) gibt durch fortgesetzte Teilungen nur „Soma"zellen, dem Körper, seinen Ursprung; die andere (schwarze) aber gibt in der Folge den Sexualmutterzellen und den Geschlechtszellen des neuen Individuums ihre Entstehung, die sich nach Gelegenheit wieder mit einer Geschlechtszelle eines gegengeschlechtlichen Individuums vereinigen und in dem aus dieser befruchteten Eizelle neu entstehenden Individuum weiterleben, während der Elter abstirbt.

Auch bei der Entstehung dieses neuen Individuums liefert nur wieder eine der beiden ersten, bei der Teilung des befruchteten Eies entstehenden Zellen Fortpflanzungszellen, und so geht es in der Folge weiter.

So stellt also die Keimbahn einen ununterbrochenen Weg dar, auf dem sich der den Fortbestand der Art sichernde Teil des Keimplasmas, d. h. der Entwickelungssubstanz, von Individuum zu Individuum erhält.

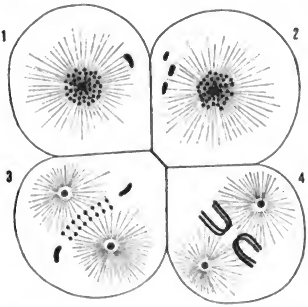


Fig. 34. Kontinuität des Keimplasmas. Vierzellenstadium des Keims von Ascaris megalocephala. (Nach Boveri aus v. Gruber und Rüdin.)
1, 2, 3 Mutterzellen des „Somas", *4* Mutterzelle der Sexualzellen. (Die Zellen *1* und *2* sind vom Pol her, die Zellen *3* und *4* senkrecht zur Teilungsachse gesehen.) Der Typ der langen, schleifenförmigen Chromosomen ist nur in der Stammzelle (*4*) erhalten, in den übrigen Zellen ist die Diminution (Körnchenzerteilung) der Chromosomen eingetreten, welche auch in der weiteren Zellfolge für die somatische Elemente liefernden Zellen charakteristisch ist.

Diese in wesentlicher, richtiger Grundidee schon von Aristoteles[2]), dann von Francis Galton[2]) („Stirplehre"), im besonderen aber von Weismann[2]) vertretene Annahme einer „Kontinuität des Keimplasmas" findet eine Stütze in tatsächlichen Beobachtungen, wie sie beispielsweise bei der Entwicklung des Pferdespulwurmes durch Boveri gemacht wurden: Es läßt sich dort die gesamte Zellfolge vom befruchteten Ei bis zur ersten Anlage der Geschlechtsdrüsen (Gonaden) bzw. bis zu den beiden Urgeschlechtszellen auf Grund bestimmter, für die einzelnen Kernteilungen kennzeichnender histologischer Merkmale[3]) verfolgen. (Vgl. Fig. 34.)

Neuere Beobachtungen deuten übrigens darauf, daß auch bei den Wirbeltieren bestimmten Zellen bereits vor der Anlage der Geschlechtsdrüsen der Charakter von Fortpflanzungszellen zukommt,

[1]) Vgl. C. Kronacher, Züchtungsbiologie, S. 56/59 und 73, und die dort angegebene Literatur.

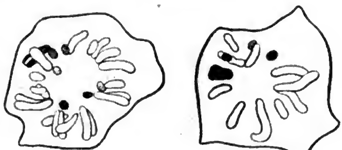
[2]) Aristoteles „Samen", Galtons „Stirp" und Weismanns „Keimplasma" entsprechen einander.

[3]) Die „Diminution" in den „Nichtstammzellen": Die verdickten Enden der Chromosomen werden abgestoßen, der mittlere Fadenabschnitt wird in eine große Anzahl von Chromatinkörnchen zerteilt, die im weiteren Verlaufe der Teilung allein gespalten werden. (Fig. 34.)

ebenso wie es Haecker bei den Kopepoden gelungen ist, den ganzen Entwicklungsgang der Keimzellen von der den ersten Teilungen entstammenden Urgeschlechtsmutterzelle durch die Bildung der Keimdrüsen bis in das Reifungsstadium der Geschlechtszellen zu verfolgen.

Chromosomenlehre.

Aus der Betrachtung der Keimzellen, des Befruchtungsvorganges und der ersten Teilung der befruchteten Eizelle ist uns bekannt, daß der Samenfaden nur eine sehr geringe Menge von Protoplasma besitzt, daß der Hauptteil desselben, der Geißelfaden, beim Eintritt in die Eizelle abgestoßen wird, daß der zum Kern umgebildete Spermakopf unter Zunahme seiner Größe sich neben den Eikern legt oder sich mit ihm vereinigt, und daß zum Schlusse bei der ersten Teilung der befruchteten Eizelle (Zygote) die Kernsubstanz, speziell das Chromatin, in sehr exakter Weise vollkommen gleichmäßig auf die beiden Tochterzellen verteilt wird. Besonders die Fälle, in denen die beiden Kerne in der befruchteten Eizelle nebeneinander liegen bleiben und deshalb die nach Zahl und Form gleichen Chromosomen sich in jedem Kern gesondert ausbilden (vgl. Fig. 12 S. 14), zeigen uns deutlich, wie jede Tochterzelle ihre Chromosomen genau zur Hälfte vom Vater bzw. von der Mutter erhält; ein Vorgang, der sich bei den weiteren Zellteilungen wiederholt.



A. B.

Fig. 35. Individuelle Verschiedenheit der Chromosomen bei der Heuschrecke Brachystola. (Nach Sutton aus v. Gruber und Rüdin.)
A. Äquatorialplatte einer Spermatogonie. Die Chromosomen erscheinen sehr verschieden nach Größe und Gestalt, sechs sehr klein, auch die übrigen deutlich abgestuft. Je zwei stimmen in Gestalt und Größe überein (väterliche und mütterliche). *B*. Chromosomen der Spermatozyte II. Ordnung. Die Gesamtzahl der Chromosomen ist hier auf die Hälfte reduziert, und von jeder Chromosomenart ist nur mehr ein Exemplar vertreten, es ist also nur mehr eine vollständige Serie vertreten (vgl. S. 5).

Da nun die Befruchtung den Grund zum Auftreten der Eigenschaften beider Eltern bei den Nachkommen legt, so war der Schluß naheliegend, daß im besonderen der **Kern** der Geschlechtszellen und hier wieder die **Chromosomen** als die „Träger“ der Erbeigenschaften anzusprechen sind.

Die Zahl der Chromosomen in dem Kern der Zellen ist im allgemeinen[1]) und stets in den Kernen der sich vereinigenden Geschlechtszellen jeder Tierart konstant und typisch. So beträgt sie zum Beispiel beim Pferdespulwurm 4, beim Menschen 24, beim Seeigel 36, bei der Feuerwanze 24. Da nun bei der Befruchtung zwei Kerne sich vereinigen, so hätte die befruchtete Keimzelle und damit alle aus ihr hervorgehenden Zellen, auch die Keimzellen der Nachkommen, die doppelte Chromosomenzahl, die sich natürlich in den weiteren Generationen entsprechend steigern würde. Diese Verdoppelung findet

[1]) Es sind Ausnahmen bekannt.

nun nicht statt; die für die betreffende Art kennzeichnende Zahl der Chromosomen wird vielmehr auf Grund des uns schon bei Besprechung der Reifungsvorgänge der Geschlechtszellen bekannt gewordenen **Reduktionsvorganges** (S. 5 u. 8) gewahrt.

Diese Reifungsteilungen sind als stammesgeschichtliche Reminiszenzen (Sporenbildung) zu erklären, und die Zähigkeit, mit der die Natur sie festhält, verrät schon die ihnen innewohnende biologische Bedeutung: man sucht dieselbe in einer vererbungsgeschichtlichen Funktion, im besonderen in der Verteilung der elterlichen Anlagen auf die Nachkommen (S. 9/10).

Die Lehre von der Bedeutung der Chromosomen als „Erbeigenschaftsträger" hat weiteren Ausbau und Halt bekommen durch zwei viel umstrittene Hypothesen:

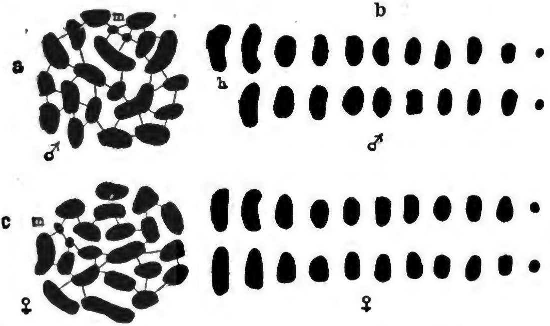


Fig. 36. Doppelte Chromosomengarnitur von Anasa tristis. *a* und *c* spermatogoniale und ovogoniale Gruppe. *b* und *d* die gleichen Chromosomen paarweise angeordnet (*h* das Monosom und *m* die Mikrochromosomen). (Nach Wilson aus Haecker.)

1. Einmal durch die sog. **Individualitätshypothese,** nach der die Chromosomen gewissermaßen „Individuen", dauernde Organisationen der Zelle darstellen, die auch in der Zeit zwischen zwei Teilungen der Zelle erhalten bleiben; sie wären nur als solche in dieser Zwischenzeit nicht zu erkennen, weil ihre Substanz eine Auflockerung und Verteilung über einen verhältnismäßig großen Raum erfährt. Das schließt natürlich nicht aus, daß die Chromosomen gleich aller lebenden Substanz verbrauchte Teilchen ersetzen und für die Teilungen eine Vermehrung bzw. ein Wachstum ihrer Teilchen erfahren. Eine Reihe von Beobachtungen, im besonderen bei der Samenbildung der Insekten (vgl. Fig. 35), wo sich Chromosomen bestimmter Form und Größe (Heterochromosomen) durch mehrere Zellgenerationen nachweisen lassen, scheinen der Individualitätshypothese mehr den Charakter einer begründeten Zelltheorie als einer bloßen Arbeitshypothese zu geben.

2. Vor allem an der Hand der für die Chromosomen verschiedentlich beobachteten Form- und Größenunterschiede und im Zusammenhalt mit verschiedenen hier nicht näher zu erörternden Versuchen, erstlich von Boveri mit Seeigeleiern, wird verschiedentlich die Auffassung vertreten, daß qualitative Unterschiede, **physiologische Verschiedenheiten der Chromosomen,** bestehen; daß also nicht jedes Chromosom die Anlagen zu sämtlichen Eigenschaften des Organismus enthält, sondern daß gewissermaßen eine Arbeitsteilung besteht, nach der den verschiedenen Chromosomen verschiedene Eigenschaften zukommen. Eine besondere

Stütze dieser Hypothese von der „essentiellen" Verschiedenheit der Chromosomen bildet das schon erwähnte Vorkommen von paarigen ungleichen oder gleichen Heterochromosomen (Idiochromosomen, Mikrochromosomen) oder von unpaaren Heterochromosomen (sog. Monosomen) bei den Reifungsteilungen in den Samenzellen: das Monosom bzw. das größere der beiden Idiochromosomen wird dabei mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang gebracht.

Das tatsächliche Vorkommen physiologisch ungleichwertiger Chromosomen muß wohl zugegeben werden; ob ein solches durchgehends besteht bzw. welche Funktionen, außer einer geschlechtsbestimmenden bzw. geschlechtsverteilenden, wohl den einzelnen Chromosomen zukommen, darüber ist bis heute Sicheres nicht bekannt (vgl. „Geschlechtsverteilung", Ende d. Abschn.)[1].

Weismanns Vererbungslehre.

Die Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas, vom Kern und speziell von den Chromosomen als „Erbeigenschaftsträgern", hat besonderen Ausbau erfahren in **Weismanns Vererbungslehre:**

Weismann erblickt in den Chromosomen, den Idanten, wie er sie nennt, Komplexe individuell verschiedener Ahnenplasmen (siehe unten): Im Gegensatze zu anderen Forschern nimmt Weismann an, daß in jedem Chromosom alle Fähigkeiten und Eigenschaften des Keimplasmas mindestens einmal enthalten seien, die Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Chromosomen des Keimplasmas also individueller Natur wären. Die Chromosomen (Idanten) bestünden aus linear aneinander gereihten Ahnenplasmen oder Iden, d. h. den kleinsten, jeweils alle Artcharaktere und Organanlagen enthaltenden, nicht mehr teilbaren und voneinander verschiedenen Einheiten der Vererbungssubstanz. Die Iden endlich sollen wieder bestehen aus den Bestimmungsstücken für die einzelnen erblichen variablen Eigenschaften, den als selbständige, kleinste lebende Wesen gedachten **Determinanten**; diese selbst wären wieder aufgebaut zu denken aus kleinsten, eben noch mit den Fähigkeiten der Assimilation, des Wachstums und der Vermehrung ausgestatteten Lebenseinheiten, den Biophoren.

Die erblichen Variationen des Individuums wären also nach Weismann durch die Variation der ganzen Ide, die Variationen einzelner Körperteile bzw. Eigenschaften durch die Variation einzelner der die Ide zusammensetzenden Determinanten veranlaßt zu denken.

Die Ursachen der Abänderungen der einzelnen Determinanten und damit der einzelnen Ahnenplasmen und der aus ihnen bestehenden Chromosomen wären nach Weismann zu suchen in der „Germinalselektion", d. h. in einem Kampf der einzelnen Determinanten[2]) um die zuströmende Nahrung bzw. in einer Beeinflussung der Determinanten durch die Faktoren der Lebenslage auf dem Umwege über den Körper, das „Soma", des betr. Individuums. Näheres über die im besonderen gegen diese Theorie der „Germinalselektion" geltend gemachten Einwände und Bedenken werden wir später bei der Besprechung der Wege der Artbildung erfahren (Abschn. 4, Abtg. III).

---

[1]) U. a. soll Morgan diesbezügliche Beobachtungen über den Sitz bestimmter Eigenschaften in bestimmten Chromosomen bei der Fliege Drosophila gemacht haben.

[2]) Der homologen, d. h. eine bestimmte Eigenschaft verkörpernden Determinanten der verschiedenen Ahnenplasmen, wie sämtlicher Determinanten eines Ids überhaupt.

Die Hauptbedeutung des Befruchtungsvorganges sucht auch Weismann in der Amphimixis, d. h. in der Mischung individuell verschiedener Erbanlagen, wodurch neue Anlagenkombinationen und damit neue erbliche Variationen zustande kommen. Diese Neukombination von Anlagen im Keimplasma bei der Befruchtung erfährt noch eine Unterstützung durch die Reduktionsteilung[1]):

Durch die bei derselben nach verschiedenen Annahmen (S. 5, 8) vor sich gehende Verteilung der ungeteilten Chromosomen[2]) auf die Tochterkerne (= Zellen) bei Gelegenheit der zweiten Reifeteilung können weitgehend neue Zusammenstellungen der Anlagen in den väterlichen und mütterlichen Keimzellen erfolgen: enthalten beispielsweise die Samentochterzellen einer Art noch je vier individuell verschiedene Chromosomen *d, m, x, y*, so erhält jede Samenenkelzelle zwei. Dabei sind die sechs Kombinationen *dm, dx, dy, mx, my, xy* möglich. Diese sechs Kombinationen vermögen gleicherweise in den männlichen wie in den weiblichen Keimzellen aufzutreten, so daß bei der paarweisen Vereinigung der Keimzellen desselben Elternpaares schon 36 voneinander in ihren Anlagen verschiedene Arten von Zygoten (befruchteten Keimzellen) denkbar sind. Je mehr Chromosomen aber die jeweils in Betracht kommende Art besitzt, desto höher ist natürlich auch die Zahl der möglichen Kombinationen. Sie beträgt bei 16 Chromosomen schon 165,6 Millionen.

Hiernach besteht wenig Aussicht, daß die gleichen Kombinationen von Erbanlagen in zwei oder mehr befruchteten Keimzellen wieder auftreten. Darum sind auch unter den sukzessiven Nachkommen derselben Eltern noch nie in jeder Beziehung gleiche zur Beobachtung gelangt. Gleicherweise wie die Verschiedenheit der Nachkommen desselben Elternpaares erklären uns die bei der Reduktionsteilung zustande kommenden verschiedenartigen Kombinationen der Erbanlagen in Ei und Samenfaden auch die Ungleichheit sog. nicht identischer Zwillinge[3]). Der sog. Rückschlag auf einen Großelter erschiene hiernach veranlaßt dadurch, daß eine der beiden Keimzellen des befruchteten Eies im besonderen großväterliche oder großmütterliche Chromosomen dominierender Art bei der Reduktionsteilung zugewiesen erhält, der „Rückschlag" auf lange zurückliegende Vorfahren durch eine auf Grund der Amphimixis und der Reduktionsteilung zustande gekommene Kombination von Erbanlagen, welche ein Überwiegen solch alter Anlagen bei der Entwicklung bedingt.

Weismanns Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas und der Zusammensetzung der Chromosomen aus einem Mosaik kleinster, den Erbeigenschaften entsprechender selbständiger, lebender Teilchen, den Determinanten, versucht aber nicht allein eine Lösung der Frage zu bieten, auf welchem Wege die Vereinigung der jeweils erforderlichen Anlagen in den Keimzellen zu denken ist; sie versucht auch eine Erklärung der die Entwicklung der vorhandenen Anlagen in einer bestimmten Reihenfolge beherrschenden und bewegenden Kräfte zu geben:

Auf Grund eines voraus bestimmten, von Keimzellengeneration zu Keimzellengeneration überkommenen Teilungsmechanismus soll bei der Entwick-

[1]) Dieselbe stellt, wie wir wissen (S. 5, 8; S. 56), eigentlich schon eine theoretische Forderung zur Verhütung der Häufung von Anlagenkomplexen und selbständigen Vererbungstendenzen im Keimplasma dar, zumal wenn man, wie Weismann, annehmen will, daß die väterlichen und mütterlichen, je sämtliche Anlagen enthaltenden Anteile im Keimplasma getrennt bleiben; eine Auffassung, die durch Beobachtungen gestützt wird.

[2]) Tatsächlich handelt es sich um einen sehr komplizierten Vorgang (S. 8/9).

[3]) Aus zwei verschiedenen, durch verschiedene Samenfäden befruchteten Eiern hervorgegangene Zwillinge; im Gegensatz zu den sog. identischen, vermutlich durch nachträgliche Spaltung eines befruchteten Eies entstehenden Zwillingen. die natürlich durchaus übereinstimmenden Chromosomen entstammen (vgl. Abtg. V [Abschn. 6], B, 2).

lung der befruchteten Keimzelle die Zerlegung des Keimplasmas auf Grund „erbungleicher" Teilungen erfolgen. Die einzelnen Determinantengruppen und Determinanten würden jeweils im Verlaufe der Entwicklung an die Zellen zugeteilt, für die sie die erforderlichen Organ- und Merkmalsanlagen enthalten. Erbgleiche Teilungen fänden nur statt, soweit sich ein Bedarf nach einer größeren Menge gleichartiger Zellen für die Organbildung ergibt.

Derartige frühzeitige Differenzierungen sind, wie wir wissen, in der Tat verschiedentlich bei der Geschlechtszellenbildung (S. 54, Fig. 34) nachgewiesen.

Die Beeinflussung der Zellen durch die Kernsubstanz bei der Entwicklung denkt sich Weismann in der Weise, daß die Biophoren sich von den Determinantengruppen loslösen, in den Zelleib übertreten und die besonderen Differenzierungen der betreffenden Zellen veranlassen.

Einwände gegen die Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas bzw. vom Vorhandensein körperlicher „Eigenschaftsträger" und gegen die Chromosomenlehre.

Wohl stellt die Kernchromosomenlehre die bis heute bestbegründete, auf der Keimzellenforschung fußende Erblichkeitslehre dar. Es muß an dieser Stelle, ohne in Einzelheiten auf die einschlägigen Streitfragen eingehen zu wollen, aber nachdrücklich betont werden, daß eine Reihe mehr oder minder begründeter Einwände gegen diese und andere vorerwähnte Theorien erhoben worden sind, die, wenigstens in ihrer ganzen Einseitigkeit rein morphologischer Vorstellungsweise, in der Beleuchtung neuzeitlichen physiologischen Denkens nur schwer haltbar erscheinen.

Die Kernchromosomenlehre weist dem Kern bzw. bestimmten Bestandteilen desselben die ausschließliche Bedeutung und Vorherrschaft bei den Vererbungsvorgängen zu. Eine ganze Anzahl von neueren Versuchen und Beobachtungen widerspricht nun dieser Auffassung und weist darauf hin, daß auch dem Protoplasma eine mehr oder minder wichtige Aufgabe für die Gestaltungsvorgänge in der Keimzelle zufällt.

Hierher gehören vor allem die Versuche der Befruchtung kernloser Eifragmente vom Seeigel mit Haarsternsamen (Godlewski), die im Gastrulastadium ausschließlich mütterliche Merkmale aufwiesen, die Experimente Rabls u. a., nach denen bei Entfernung bestimmter Teile des Eiplasmas ein Ausfall an bestimmten Organen entsteht, und zahlreiche andere hier nicht näher zu besprechende Untersuchungen.

Ihr Ausfall legt die Anschauung nahe, daß Kern- **und** Zellplasma als miteinander in Wechselwirkung stehende „ernährungsphysiologische Modifikationen ein und derselben Plasmasorte"[1]) aufzufassen sind (Haecker), und daß die in ihnen entstehenden Plasmaprodukte im Zusammenhalt mit dem Mengenverhältnis von Kern- und Zellplasma[2]) sowie rein äußerlichen Einwirkungen die Vererbungs-

[1]) Des Artplasmas.

[2]) Das quantitative Verhältnis beider bezeichnet man als „Kernplasmarelation" (R. Hertwig). In einer „Störung" der „normalen" Kernplasmarelation erblickt man einen wesentlichen formbildenden Faktor, da sie Veranlassung zur Zellteilung gibt und jeweils so lange wirksam bleibt, bis die normale Kernplasmaspannung wieder hergestellt ist (vgl. Geschlechtsbestimmung: Schluß!) Vgl. auch die interessante Arbeit von O. Hartmann, Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhang mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen

richtung im befruchteten Keim bzw. die Beschaffenheit des aus ihm entstehenden Individuums beeinflußen.

Aber nicht allein gegen die Annahme von der Vorherrschaft des Kerns im Leben der Zelle und erstlich in der Keimzelle erheben sich Einwände. Dieselben richten sich auch gegen die Hypothese von der Kontinuität des Keimplasmas **nur** auf dem Wege der Keimbahnzellenfolge überhaupt und im besonderen gegen die Annahme körperlicher Träger der einzelnen vererbbaren und variablen Eigenschaften.

Der Annahme einer unveränderten Weiterführung des Keimplasmas **nur** in der Folge der Keimbahnzellen und einer fortschreitenden Zerlegung und Spezialisierung der vorhandenen Anlagenmassen in den übrigen Zellfolgen hält man speziell das Regenerationsvermögen[1]) zahlreicher pflanzlicher und tierischer Organismen als Einwand entgegen. Dieses spräche dafür, daß im allgemeinen alle Zellen des Organismus sich im Besitze des vollständigen Keimplasmas befänden.

In einer Reihe von Theorien, vor allem in O. Hertwigs **Biogenesistheorie,** wird solcher Auffassung Ausdruck verliehen,

welche das Vorhandensein körperlicher Erbeigenschaftsträger leugnet und einen verhältnismäßig einfachen Bau der Vererbungssubstanz bzw. des Protoplasmas annimmt. Schon geringfügige Änderungen in der Konstitution der kompliziert gebauten Moleküle, die hier als die Einheiten der allen Zellen gleicherweise eigenen Vererbungssubstanz angenommen werden, hätten Änderungen in den Eigenschaften und äußeren Merkmalen des Körpers zufolge. Auf den verschiedenartigen Einwirkungen äußerer und innerer Faktoren auf diese Plasmamoleküle bzw. die aus ihnen hervorgehenden Zellfolgen beruhe die Hervorbringung der Mannigfaltigkeiten in der Entwicklung. Eine Entwicklungsstufe bedinge und verursache gewissermaßen die folgende, und es handle sich hier nicht allein um eine Wiedergabe der im Keimplasma niedergelegten Möglichkeiten, sondern auch um Neuschaffung.

Auch Semons geistreiche Hypothese verneint die grundsätzliche Scheidung in ein nach Eigenschaften und Fähigkeiten grundverschiedenes Körper- (Soma) und Keimplasma, welch letzteres nur in der Keimbahnzellenfolge von Generation zu Generation überantwortet würde; sie fußt auf einer den gesamten Körperzellen zugrunde liegenden einheitlichen Lebenssubstanz und betont vor allem die Möglichkeit des Übergangs während des individuellen Lebens erworbener rein körperlicher Abänderungen in die Erbmassen. Semon erblickt in der „Mneme" das Prinzip der Vererbung. Er hält das Reproduktionsvermögen der Vererbung einerseits und des Gedächtnisses andererseits für identisch:

Die organische Substanz vermag Reize von außen her aufzunehmen, die je nach Art und Stärke dauernde Veränderungen[2]) hervorrufen. Wie jeder Ge-

---

und Organe (Experimente an Amphibien), Archiv f. Entw.-Mechanik. 44 Bd., 1. Heft (1918). S. 114/192.

Weiter J. Speck, Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. Gleichen Ortes S. 5/114.

[1]) Die Fähigkeit, aus mehr oder minder spezialisierten Teilstücken des Körpers den Körper völlig neu zu bilden (Süßwasser-Polyp) oder die Möglichkeit, bei hochorganisierten Tieren, wie bei den Amphibien, verlorengegangene Körperteile wieder zu ersetzen.

[2]) Vielleicht durch Umlagerungen kleinster Teilchen der organischen Substanz.

dächtnisakt eine Veränderung im Gehirn voraussetzt, so würde gewissermaßen auch jede einzelne Körperzelle durch einen geeigneten Reiz verändert, und durch die Wiederkehr desselben oder eines ähnlichen Reizes würde die veränderte Substanz in Erregung versetzt, — die durch den früheren Reiz hinterlassene Einwirkung, das „Engramm", würde reproduziert. Auf dem Wege der nervösen Leitungsbahnen träfen die auf die Körperzellen einwirkenden Reize aber auch die Keimzellen, hier neue „Engramme"[1]) schaffend. Die Summe aller von einem Organismus ererbten und neu erworbenen Engramme stellte seine „Mneme" dar.

Ohne derartig weitgehenden, jeder experimentellen Grundlage bzw. Erfahrung entbehrenden Theorien, wie der Semons, sich anschließen und unter Auschluß jeder besonderen Bedeutung einzelner Teile der Keimzelle für die Vererbung nur ganz allgemeine „Vererbungspotenzen" annehmen zu wollen, muß man nach den Gesamtergebnissen der neuzeitlichen Forschungen auf allen hier einschlägigen Gebieten doch eine rein morphologische Deutung der Vererbungsvorgänge nur an Hand der Annahme selbständiger körperlicher „Eigenschaftsträger" ablehnen.

Unzweifelhaft spielen zwar nach den vorliegenden Forschungsergebnissen die Chromosomen mit eine maßgebende Rolle bei den Vererbungsvorgängen. Es können und werden wohl sogar qualitative Verschiedenheiten unter den Chromosomen bestehen, soweit es vom Fehlen oder Vorhandensein eines Chromosoms abhängt, ob eine Eigenschaft am entwickelten Organismus in Erscheinung treten kann oder nicht. In wieweit, dazu fehlen uns für einen endgültigen Entscheid, wie für einen klaren Entscheid in der ganzen Frage der Abwicklung der Vererbungsvorgänge überhaupt, noch ausreichende Kenntnisse über Zellstruktur bzw. funktionelle und chemische Beschaffenheit des Protoplasmas und die feineren chemisch-physikalischen Vorgänge in den Zellen und im besonderen in den Keimzellen. Aber auch wenn die Chromosomen „ununterbrochen oder periodisch[2]) Träger besonderer Elementenserien eines Genotyps" (Johannsen)[3]) darstellen, so setzt das noch lange keine ununterbrochene Selbständigkeit und kein unabhängiges Leben derselben im Weismannschen Sinne voraus, und berechtigt daher nicht zu der Annahme, daß sie allein als „Vererbungsträger" gelten könnten:

Denn von physiologischen Gesichtspunkten aus betrachtet, muß man mit P. Jensen[4]) mit Recht „jede, nur ganz bestimmte, morphologisch differenzierte Einzelbestandteile des Kernes oder des Protoplasmas der Keimzellen als ‚Vererbungträger' bezeichnende (sog. idioplasmatische) Vererbungstheorie" nach Art der „korpuskulären" Chromosomentheorie Weismanns u. a.[5]) für unzulässig halten. P. Jensen weist nachdrücklich darauf hin, daß man sich die individuelle Entwicklungsfähigkeit[6]) an das ganze, Kern und Plasma,

[1]) Neue „Anlagen".

[2]) Während der Geschlechtszellenbildung bzw. bei der Reduktionsteilung.

[3]) Weismanns Keimplasmalehre. „Naturwissenschaften" 1918, No. 11. S. 121 ff.

[4]) Physiologische Bemerkungen zur Vererbungs- und Entwicklungslehre. „Naturwissenschaften" 1919, No. 30. S. 519 ff.

[5]) F. Mewes, Die Plastosomentheorie der Vererbung. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 92, Abt. II, S. 41 (1918).

[6]) D. h. die Fähigkeit, unter geeigneten äußeren Bedingungen die zahlreichen vererbbaren Eigenschaften des sich entwickelnden Organismus teils simultan, teils nacheinander (sukzessive) hervorzubringen.

also zwei physiologisch[1]) und physikochemisch[2]) differente Systeme umfassende System gebunden denken muß, daß die ganze Keimzelle als „Vererbungsträger" aufzufassen sei, solange anderes nicht tatsächlich nachgewiesen ist. Denn die „vererbbare" Eigenschaft hängt von dem „gesamten lebenden System" der Keimzelle, von Gesamtbeschaffenheit und Funktion aller Teile derselben ab und kann deshalb nicht durch ein bestimmtes Chromosomteilchen oder sonstiges materielles Teilchen morphologisch dargestellt sein. Das Leben einer Zelle ist ja begründet auf die Gesamtheit ihrer Lebenserscheinungen, die ihrerseits wieder nur durch physikalische und chemische Wechselwirkung aller Teile der Zelle, in diesem Falle der Keimzelle, bedingt und ermöglicht sind. Und die von der Vererbung vorausgesetzte individuelle Entwicklungsfähigkeit, ohne die ja eine bestimmte „Eigenschaft" gar nicht in Erscheinung treten kann, ist eine Funktion der ganzen lebenden Zelle. Somit kann ein einzelnes Teilchen der Keimzelle, auch ein für das spätere Auftreten einer bestimmten Eigenschaft mit ausschlaggebendes Chromosomenteilchen, nicht als „Vererbungsträger" schlechthin gelten, sondern es ist nur **mit**bestimmend für das Auftreten der gedachten Eigenschaft, stellt aber selbstverständlich nur eine einzelne Bedingung für das Zustandekommen der Eigenschaft dar; eine Bedingung, zu welcher der ganze durch Kern und Plasma dargestellte Bedingungskomplex[3]) noch hinzukommen muß, falls die Eigenschaft sich im Zusammenhang mit allen anderen Eigenschaften des Organismus entwickeln soll. Nach Ausweis der chemischen Analyse findet sich im Protoplasma eine ganze Menge der allerverschiedensten Stoffe, die im Zellkern und erst recht in den Chromosomen nicht nachweisbar, auch aus den in ihnen vorhandenen Stoffen nach dem derzeitigen Stande unseres Wissens nicht ableitbar sind, also auch nicht „potentiell"[4]) in ihnen enthalten sind. Die Chromosomen wären auch nicht imstande, die nötigen Mengen an zu liefernden Stoffen hervorzubringen und ihnen die nötige Raumanordnung zu geben, ein „Problem, das keine grundsätzlichen Schwierigkeiten findet, wenn man ein Zusammenarbeiten[3]) der Chromosomen mit den anderen Zellbestandteilen voraussetzt, also ‚das ganze chemische

[1]) Gemäß der Arbeitsteilung (O. Hartmann).

[2]) Auf Grund der Gleichgewichtsbedingungen (O. Hartmann).

[3]) Wie ausgedehnt und verwickelt die physiologischen und physikochemischen Beziehungen zwischen Kern und umgebendem Protoplasma als zweier differenter Systeme sind, wie vielfältig die Beeinflussungen der „Kernplasmarelation" (vgl. auch Anm. 2, S. 59), welche selbst wieder die Ursache der relativen Kerngröße und der Zellteilung (an Hand von Oberflächenspannungsdifferenzen auf Grund gesetzmäßiger Strömungen in der Zelle, vgl. J. Speck, Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 44, Heft 1, 1918) darstellt, ergibt sich aus Zahl und Art der Faktoren, welche die Kernplasmarelation zu beeinflussen vermögen: einmal die (vererbbare) Spezifität des Stoffwechsels; dann im besonderen hinsichtlich der Stoffverteilung zwischen Kern und Plasma: 1. die Gesetze des Reaktionsablaufes, Massenwirkungsgesetz und Phasengleichgewichte; 2. die Austauschbedingungen, die sich auf den Gesamtzustand der beiden Systeme beziehen (Imbibition, spezifische Löslichkeit eines Stoffes in zwei verschiedenen Medien, Adsorption, Dissoziation, Quellung); 3. Verhältnisse, die durch Oberflächenbeschaffenheit und Oberflächenkräfte gegeben sind (Oberflächenspannung, Permeabilität der Kernmembran). Näheres s. O. Hartmann, Arch. f. Entwicklungsmechanik 44, 1, 1918, S. 114–206.

[4]) In ihren Vorbedingungen für die Entstehung in späteren Entwicklungsphasen.

System' der Zelle mit seinen verwickelten [1]) ‚Systembedingungen' als ‚Vererbungsträger' ansieht": Die nicht chromatischen Kernstoffe und das Protoplasma bilden das für die Entwicklung der in den Chromosomen enthaltenen Entwicklungsmöglichkeiten nötige Nährmedium (Ernährungsplasma), andererseits stellt dieses auch die motorische Vorrichtung dar, die Chromosomen bei der Zellteilung in Bewegung zu setzen und richtig zu verteilen, wobei natürlich mit diesen energetischen Beziehungen zwischen Chromosomen und Protoplasma zweifellos auch noch chemische verbunden sind. Die außer den Chromosomen vorhandenen Massen der Keimzellsubstanz sind nicht „indifferent", denn in einem Komplex miteinander reagierender Stoffe ist nichts indifferent.

„Das Endziel für unsere Erklärungen der Vererbungserscheinungen müßte sein: alle an ihrem Zustandekommen maßgebend beteiligten Stoffe nebst Energie und ihre funktionellen Abhängigkeiten festzustellen und dann zu zeigen, in welcher Weise jede zu erklärende Erscheinung durch das Zusammenwirken dieser eindeutig bestimmt ist. Das große physikalisch-chemische und morphologische Problem, das in der ‚Vererbung' steckt, wird in der Chromosomentheorie völlig verschleiert und ignoriert" (P. Jensen).

Das Ergebnis solch physiologischer Betrachtungsweise des Vererbungsproblemes hinsichtlich der Keimzellen bzw. der Bedeutung und Wirksamkeit ihrer Einzelteile deckt sich auch mit den Auffassungen von den Vererbungsvorgängen und ihren Grundlagen, wie sie an Hand des Prinzipes der „reinen Linien" (Johannsen) (S. 29) und des später darzustellenden Mendelismus (S. 96) entwickelt sind:

Nach der im besonderen von Johannsen und seiner Schule begründeten Auffassung ist der „Genotypus" einer Keimzelle, also das „Etwas", das in den Geschlechtszellen bzw. der befruchteten Keimzelle die Entwicklungsmöglichkeiten des zukünftigen Individuums bestimmt, als eine „Totalität", eine „Konstitution" [2]) (S. 44) zu betrachten, welche die Reaktionsnorm des bei der Befruchtung begründeten Individuums bedingt.

Diese Auffassung bietet vor allem gegenüber der Weismannschen Annahme einer dauernd vorhandenen großen Menge von hoch zusammengesetzten, gegenseitig konkurrierenden selbständigen Einheiten (Determinanten) im Keimplasma weit weniger Schwierigkeiten für die Erklärung der uns später bekannt werdenden Zahlengesetze, wie sie bei den Bastardspaltungen in der Generationsfolge in Erscheinung treten, da wir ja für die Erklärung dieser Spaltungen die Einheiten, die Elemente des Genotyps, normalerweise nur während der Geschlechtszellenbildung bzw. der Reduktionsteilung als vorhanden bzw. getrennt und in Neukombination befindlich zu denken brauchen. W.'s u. a. Vorstellung einer selbständigen Organrepräsentation im Keimplasma

[1]) Siehe S. 62, Anm. 3.

[2]) Etwa in Analogie mit der chemisch-physikalischen Konstitution einer hoch zusammengesetzten Substanz; jedoch ist die Analogie mit einem einzelnen chemischen Körper nicht befriedigend, man müßte eher an die Konstitution eines mehrphasigen Systems als Analogon des Genotypus denken.

durch ganz bestimmte körperliche Einzelteilchen in den Chromosomen sind auch durch die Erkenntnisse der experimentellen Vererbungslehre überholt, welche die Annahme der Darstellung von „Einfach-Eigenschaften“ durch je eine Erbeinheit völlig aufgeben mußte, nachdem es klar geworden war, daß ein einzelnes genotypisches Element zahlreiche Eigenschaften, d. h. also die Reaktionsnorm des ganzen Organismus beeinflußen kann und umgekehrt die Ausbildung einer einzelnen Eigenschaft die Mitwirkung einer ganzen Anzahl genotypischer Faktoren (S. 103) zur Voraussetzung haben kann; eine Erkenntnis, welche, den Genotyp, als „Konstitution“ gedacht, gegenüber der rein morphologischen Denk- und Betrachtungsweise, die sich mit dem W.'schen Begriff „Keimplasma“ verknüpft, als eine sicher mehr den tatsächlichen Verhältnissen und Vorgängen entsprechende Auffassung erscheinen läßt.

Aber auch W.'s strenge Trennung[1]) von „Soma“ und „Keimplasma“[1]) im W.'schen Sinne ist nicht aufrecht zu erhalten. Trotz der Feststellung der Entwickelung der Geschlechtszellen bei den Tieren in besonderen Keimbahnen, welche die Abstammung der Geschlechtszellen unmittelbar vom befruchteten Ei durch Zellgenerationen bedeutet, die nicht an den Entwickelungsvorgängen der speziellen Körpergewebe oder Organe teilgenommen haben, also einer mindestens beim Tier nachgewiesenen morphologischen Kontinuität der Geschlechtszellen von Geschlechtsfolge zu Geschlechtsfolge, trifft solche auf rein morphologischer Grundlage begründete Scheidung von „Soma“ und „Keimplasma“ nicht Wesen und Vorgang der Vererbung. Diese vermag innerhalb des heutigen Standes der Forschungsergebnisse, wie wir schon betonten, vielmehr nur eine auf physiologischer Grundlage aufgebaute Begriffsbildung mit einiger Aussicht auf Erfolg zu erfassen, wie sie uns Johannsen mit seiner Unterscheidung zwischen „Genotyp“[2]) (S. 28) und „Phänotyp“[3]) (S. 29) bietet; Begriffe, die in keiner Weise identisch mit den Weismannschen Begriffen „Keimplasma“ und „Soma“ gelten können: Sie bedeuten nicht, wie diese, eine Scheidung des Gesamtorganismus in[4]) durchaus verschiedene Teile, es kommen hier vielmehr die „physiologische Gegenseitigkeit“, die Beziehungen der Geschlechtszellen der Keimbahnen und aller übrigen Körperzellen zur Geltung. Der „Genotyp“, die schon im befruchteten Ei gegebene, die Reaktionsnorm bedingende, somit alle Entwicklungsmöglichkeiten des Individuums bestimmende Konstitution „durchdringt prägend den ganzen Organismus“ (Johannsen). Der „Genotyp“ bildet die Grundlage der ganzen Kette von Reaktionen, welche die individuelle Entwickelung darstellen, und diese Reaktionen und damit die Entwickelung können den einwirkenden umgebenden Be-

[1]) Mit der Einschränkung, daß in den spezialisierten Körpergeweben Überreste von unverändertem oder unverbrauchtem „komplettem“ Keimplasma, „Reservekeimplasma“ innerhalb der wesentlich somatischen Zellen des Körpers vorhanden seien; eine Annahme, die in der Hauptsache dem Zwecke diente, die Regenerationserscheinungen ausreichend zu erklären.

[2]) Genotyp = Anlagegepräge.

[3]) Phänotyp = Erscheinungsgepräge.

[4]) Von den im Soma verteilten Reserven des Keimplasmas abgesehen (vgl. Anm. 1 dieser Seite).

dingungen entsprechend in verschiedener Weise verlaufen. Der J.sche „Genotyp" ist gewissermaßen der Ausdruck aller Reaktions- bzw. Entwicklungsmöglichkeiten. Die Vererbungs-Kontinuität der einander folgenden Generationen bedeutet für uns — gleichgültig, ob, wie bei Tieren, die Keimbahn-Kontinuität erhalten bleibt, oder, wie bei Pflanzen, sehr oft unterbrochen wird — „die Konstanz genotypischer Elemente (Faktoren)". Der „Phänotyp" bezeichnet dagegen den von der vorhandenen genotypischen Konstitution und den während der Entwickelung gegebenen Lebenslagefaktoren unbedingt abhängigen „ganzen Charakter des verwirklichten Individuums" (Johannsen).

Unzweifelhaft bedeutet diese auf physiologischer Grundlage stehende Anschauungsweise, wie sie uns die „Genotypuslehre" bietet, einen Fortschritt gegenüber der einseitigen morphologischen Vorstellung eines, spezielle selbständige „Erbträger" in großer Zahl umfassenden, von seinem Entwicklungsprodukt streng geschiedenen „Keimplasmas", einen Fortschritt auf dem Wege, der uns an das Ende der Bahn führen soll, an dem wir, der Fragestellung P. Jensens (S. 63, Abs. 2) gemäß, restlos Klarheit haben wollen über alle bewirkenden Faktoren und damit das Wesen des Vererbungsvorganges, ein Ziel, von dem wir freilich heute, trotz der Unzahl von Einzelergebnissen auf diesem Forschungsgebiete, noch recht weit entfernt scheinen. Die Chromosomenlehre, in der einseitigen, rein morphologischen Deutung der zahlreichen von ihr gebrachten, an sich sehr wertvollen Einzelerkenntnisse, bedeutet jedenfalls nicht die Erreichung dieses Zieles, wenn auch heute noch eine Anzahl von Autoren an ihr festhält.

III. Experimentelle Vererbungslehre[1]).

Da man trotz aller Teilresultate bisher weder auf dem Wege der statistischen Methode noch an der Hand der Keimzellenforschung zu der erstrebten Lösung des Vererbungsproblems zu gelangen vermochte, so wandte man sich in neuester Zeit neben letztgenannter Methode mit vermehrter Energie der experimentellen Vererbungsforschung zu, welche die Ergründung der Gesetzmäßigkeit der Vererbungserscheinungen an der Hand von Zucht- bzw. Kreuzungs- und Bastardierungsversuchen erstrebt.

Ein Teil solcher Versuche, welche die Beeinflussung der ererbten Anlagen durch die umgebenden Verhältnisse betreffen und das Verhalten dieser, lediglich auf dem Wege äußerer Einwirkungen veranlaßten, Variationen der Individuen — der **Modifikationen** (oder **Somationen**) — hinsichtlich ihrer Erblichkeit prüfen, ist schon bei Gelegenheit der Betrachtungen über Variation und Selektion bekannt geworden (S. 25 ff. u. a. O.).

1. Mutation.

Die Selektion (Zuchtwahl) in genotypischen Beständen erweist sich, wie uns bekannt geworden ist (S. 35 ff.), erfolglos; langsame, allmähliche

[1]) Vgl. u. a. Kronacher, Züchtungsbiologie, S. 90/233, und die dort angeführte Literatur.

Abänderung irgendwelcher Charaktere in solchen Beständen auf Grund andauernder Auswahl gleich gerichteter Modifikationen [1]) erscheint somit nicht möglich. So bliebe die Vermischung verschiedenartiger „Gene“ durch Paarung mit Individuen aus anderen genotypischen Beständen [2]) der einzige Weg zu erblicher Veränderung „reiner Linien“, von Elementararten und, bezüglich bestimmter Eigenschaften in ihrer Keimesveranlagung reiner, d. h. einheitlicher (homozygoter) Stämme und Rassen, **wenn nicht** auch einheitliche Erbanlagen auf verschiedenem Wege eine unvermittelte Veränderung erleiden und damit Veranlassung zu einer mehr oder minder bedeutenden erblichen Veränderung in der durchschnittlichen Ausbildung der ihnen entsprechenden „Merkmale“ und „Eigenschaften“ werden könnten.

Die verschiedenen Vorgänge, auf denen diese Veränderungen eines Genotyps (des „Keimplasmas“), die Mutationen im engeren Sinne des Wortes (Idiomutationen), zu beruhen vermögen, haben wir schon kurz an anderer Stelle (II, S. 33 Anm.) berührt.

a) Mutation.

Unvermitteltes Auftreten von Individuen mit neuen, den Eltern nicht eigenen, von Anbeginn in mehr oder minder großem Umfange vererbbaren Eigenschaften in bisher konstanten, von Kreuzungen augenscheinlich frei gehaltenen Zuchten, ist seit langem bekannt. „Single variations“ nannte Darwin derlei Variationen, von Sprungvariationen, von „Sports“, sprechen die Züchter.

Am zahlreichsten sind die dem Pflanzenreiche entstammenden Fälle. Ich erinnere nur an die 1590 plötzlich aufgetretene schlitzblätterige Form des Schöllkrautes, an die buntblätterige Berberitze u. ä. mehr.

Auch das Tierreich bietet zahlreiche Beobachtungen, die als Beiträge zur Mutationslehre verwendet wurden und werden:

Der viel angeführte zweifelhafte Fall des Ancon- oder Otter-Schafes: aus einem 1791 in einer kleinen Schafherde in Massachusetts gefallenen Widderlamm mit krummen, kurzen Beinen und langem Rücken (otterähnlich) soll auf Grund teilweiser Vererbung dieser Eigenschaften eine dem Bocke ähnliche Rasse, eben die Ancon-Rasse, erzüchtet worden sein, der das Überspringen der Hürden unmöglich war.

Der immer wieder angeführte Fall des Mauchampsschafes — aus einem in der Merinoherde auf der Mauchampsfarm im Jahre 1828 gefallenen Widderlamm mit langer, sanftwelliger, seidenglänzender Wolle [3]) soll durch Vererbung dieser Eigentümlichkeit die lange Zeit bestehende Mauchampsrasse entstanden sein — schiede nach der von Dräger aus einem französischen Schriftsteller gemachten Mitteilung [4]), nach der es sich um eine Kreuzung [5]) handelte, am besten endgültig aus [6]).

L. Adametz hält die Fähigkeit zur Lockenbildung bei den Lämmern

---

[1]) Also auf Grund einer Summierung, einer Häufung erblicher Wirkungen nach der gewünschten Richtung.

[2]) Neukombination der Gene verschiedener Genotypen, S. 34).

[3]) Im Gegensatz zu der feingekräuselten der Merinos.

[4]) Le mouton en Champagne von Moreau-Berillon. Paris 1909.

[5]) Mit einem Dishleybock der Nachbargemeinde Guignicourt.

[6]) A. R. Walther bemerkt hierzu allerdings nicht mit Unrecht, daß die Quellenangaben, auf die sich Dräger stützt, durchaus nicht als zweifelsfrei anzusprechen sind.

seitens der Karakul(-Bocharische Fettschwanz-)Schafe für eine durch Domestikationswirkung entstandene Mutation.

Weiter zählen hierher die in einer gehörnten Herde angeblich spontan entstandenen hornlosen Heidschnucken.

Dann werden als Fälle von Mutation angeführt das neuerdings aus dem Gouvernement Kiew beschriebene sog. Einhuferschwein, bei dem sich die beiden Zehen am Ende verwachsen zeigen[1]). v. Dunin-Kozicky ließ ein solches gelegentlich erhaltenes Einhuferschwein der polnischen Landschweinrasse von einem Yorkshire-Eber decken. Fünf von den neun Ferkeln waren Einhufertiere, die dieses Merkmal rein weiter vererbten[2]). Weiter das plötzliche Auftreten von Hornlosigkeit in gehörnten Rinderbeständen, von Vielhörnigkeit bei Ziegen und Schafen, von Schwarzschultrigkeit in Herden gemeiner Pfauen.

Über einen Fall plötzlicher Veränderung einer physiologischen Eigenschaft berichtet uns Arenander: über das Auftreten einer durch sehr geringen Fettgehalt (2,44%) ihrer Milch auffallenden Kuh in einer ob ihres Milchreichtums und hohen Milchfettgehaltes ausgezeichneten Herde von Fjällvieh; eine Eigenschaft, die nicht nur auf die Töchter und Enkelinnen der Kuh, sondern durch den Enkel auch auf die Urenkelinnen übertragen wurde.

Auch aus der freien Natur, bei Käfern und Schmetterlingen, sind Fälle plötzlicher, vererbbarer Farb- und Formänderungen bekannt.

Es handelt sich fast ausnahmslos um sog. Sprungvariationen, d. h. mehr oder minder bedeutende erbliche Abänderungen eines oder weniger Merkmale.

Wie weit diese und ähnliche Fälle allerdings tatsächlich Mutationen im engeren Sinne des Wortes (Idiomutationen), d. h. selbständige Veränderungen der Erbanlagen genotypisch einheitlicher Bestände ohne Kreuzung, also keine Neukombinationen (durch Zusammentreffen oder Wiederzusammentreffen bisher getrennter Erbeinheiten) darstellen, ist eine Frage, die sich im besonderen für die in der freien Natur aufgefundenen Formen niemals mit Bestimmtheit beantworten läßt.

Vor allem ist aber hinsichtlich der dem Tierreiche und der Tierzüchtung entstammenden Fälle Vorsicht am Platze. Die Deutung, ob es sich hier im jeweiligen Falle tatsächlich um eine plötzliche Änderung der Erbanlagen des Keimplasmas, um genotypische Änderungen von innen heraus, oder vielmehr um eine Neukombination bzw. Spaltung vorhandener Erbanlagen auf Grund stattgehabter Kreuzung handelt oder auch nur um Isolierung eines Typs aus einem gemischten Bestande und Festigung desselben durch Inzucht, ist ja bei den höheren Tieren ob der hier überall herrschenden Trennung der Geschlechter und der großen Schwierigkeit entsprechender Prüfung der Abstammungsverhältnisse außerordentlich erschwert, wenn nicht in gewöhnlichen und besonders in lange zurückliegenden Fällen überhaupt unmöglich.

Von **Mutationen** im heutigen wissenschaftlichen Sinne des Wortes sollte man jedenfalls nur dort sprechen, wo solche Abänderungen innerhalb unzweifelhaft homozygoten Materials nachgewiesen sind.

---

[1]) Am Skelett zeigen sich die Klauenbeine vollkommen, die Kronbeine weitgehend verwachsen.

[2]) In einem vom Verfasser selbst vorgenommenen Züchtungsversuch mit einem veredelten Landschweineber, der an einem Hinterfuß Einhufigkeit oben beschriebener Art zeigte, konnte eine Vererbbarkeit dieser Bildung, in der ersten Generation wenigstens, nicht festgestellt werden.

Veranlassung zur wissenschaftlichen Begründung der Mutationstheorie durch den holländischen Botaniker de Vries gaben s. Zt. bei der **Oenothera Lamarckiana**[1]) beobachtete auffallende Veränderungen:

Bei Massenkultur der Nachtkerze **(Oenothera Lamarckiana)** erzielte de Vries, neben den normalen, die Mutterart wiederholenden Individuen, eine nicht unbeträchtliche Zahl (durchschnittlich 1,5 [0,1—5,0] %) von Pflanzen, welche durchaus veränderte Typen darstellten (Oenothera lata, Oenothera nanella, Oenothera scintillans usw.). Diese neuen Formen zeigten sich bei der Weiterzucht in Inzucht teilweise[2]) oder vollkommen konstant, bei der Kreuzung mit der Stammart folgten die neuen Typen teilweise den uns später noch beschäftigenden Mendelschen Regeln, die Mehrzahl ergab ein Teil (1/5) von vornherein konstant bleibender (abgeänderter) Nachkommen und einen großen Teil (4/5) ebenfalls konstanter Nachkommen nach dem Typ der Stammart Oen. Lam.

Kennzeichnend für die innerhalb des Typs aufgetretenen, teilweise oder vollkommen erblichen, veränderten Formen von Oenothera Lamarckiana war, daß es sich nicht um weitgehende Abänderungen eines oder mehrerer Merkmale nach Art der früher angeführten Beispiele handelte, sondern um mehr oder minder geringfügige Veränderungen jedoch zahlreicher Merkmale nach den verschiedensten Richtungen, also um Änderungen des ganzen Habitus der Pflanze.

Gegen die de Vriessche Deutung dieser hier nicht näher zu erörternden Habitusänderungen als Ausdruck spontaner Änderungen des Genotyps (Keimplasmas) wurde schon bald der gewichtige Einwand laut, daß de Vries bei seinen Arbeiten **nicht** von einer als **homozygot** erwiesenen Pflanze, von einer reinen Linie, ausgegangen sei und später die Nachkommen der einzelnen Pflanzen nicht getrennt gehalten hätte. Andere Forscher (Mac Dougal, Shull, Vail) erhielten zwar auch bei angeblich reinem Material ähnliche von der Ausgangsform verschiedene Typen in der Nachzucht. Das ändert aber nichts an dem ursprünglichen Einwande, daß Oenothera Lamarckiana womöglich überhaupt keine einheitliche Art, keine Elementarart (kein Genotyp), sondern eine polymorphe Art, eine Kollektivart, sei. Dann wäre aber die Ausgangspflanze bei herrschender Fremdbestäubung natürlich nicht homozygot. Heribert Nilßon hat bei genauer Stammbaumkultur an der schwedischen Oenoth. Lamarck. sehr erhebliche erbliche Unterschiede nach Nervenfarbe der Blätter, Blattfarbe, Blütenfarbe, Blütenweite, Fruchtlänge, Narbenzahl, Pflanzenhöhe nachgewiesen. Er hat auch, wenn nicht die de Vriesschen Mutanten, so doch Parallelformen und andere abweichende Formen in der Nachzucht zu erzielen vermocht. Man muß ihm deshalb zustimmen, wenn er mit Johannsen u. a. die von de Vries als Mutanten angesprochenen neuen Formen, mindestens zum größten Teil, als Folge von Spaltungen und Neu- (bzw. Wieder-)kombinationen von verschiedenen in der Ausgangspflanze vorhandenen Erbeinheiten anspricht, da Oe. L. ein in vielen Erbanlagen unreiner (heterozygoter) Mischling sei.

In der letzten Zeit hat O. Renner in überzeugenden Untersuchungen bzw. Ausführungen[3]) diese Bastardnatur der Oe. L und die in der Hauptsache darauf zurückzuführenden Erscheinungen ihrer Generationsfolge bei Selbstbefruchtung wie bei Kreuzung mit verwandten Arten klargelegt. Es ist hier nicht möglich, in eingehenden Auseinandersetzungen auf Renners klare Ausführungen einzugehen. Nur so viel sei bemerkt, daß Oe. L. offenbar zweierlei verschiedene funktionsfähige Keimzellen in beiden Geschlechtern besitzt (im Gegensatze zu anderen Oe.-Formen, die zu den heterogamen[4]) Pflanzen zählen). Ferner scheinen die Anlagenkomplexe in

[1]) Von der de Vries annimmt, daß sie sich in einer sog. „Mutationsperiode" befinde.

[2]) Sie mutierten verschiedentlich selbst wieder.

[3]) Zum vollen Verständnis dieser Ausführungen sei auf das unter 3: „Vererbung bei Bastardierung" (S. 96 ff.) Gesagte bzw. das Studium der Mendelschen (alternativen) Vererbung verwiesen. D. Verf.

[4]) Die Heterogamie wird mendelistisch einigermaßen verständlich, wenn man sich mit de Vries vorstellt, daß in den Samenanlagen wie in den Pollenkörnern zweierlei Keimzellen, a) und b), gebildet werden, daß aber in den Samenanlagen a) funktionsfähig ist und b) zugrunde geht, und in den Pollen umgekehrt a) be-

diesen Keimzellen in sich fest zusammenzuhängen, d. h. ihre Einzelfaktoren sind jeweils fest miteinander verknüpft, so daß bei der Keimzellenbildung nur die beiden Anlagenkomplexe, säuberlich voneinander geschieden, ohne in der Regel Faktoren untereinander auszutauschen, in Erscheinung treten. Oe. L. ist also auch „komplex"-heterozygot[1] (komplex-hybrid).

Wenn Oe. L. bei Selbstbefruchtung, von den Mutanten zunächst abgesehen, nur sich selbst hervorbringt und nicht auch die zwei Formen (Oe. gaudens und Oe. velans), die nach ihrer heute bekannten Zusammensetzung den Mendelschen Regeln entsprechend unbedingt zu je 25% in homozygoter Form erscheinen müßten, so ist das darauf zurückzuführen, daß diese Homozygoten infolge Untauglichkeit teilweise schon der Samen (taub) oder Lebensunfähigkeit der befruchteten Keime nicht entwicklungsfähig sind.

Die nebenbei auftretenden „Mutationen" wären aber dadurch zu erklären, daß das Gleichgewicht zwischen den beiden einander abstoßenden Anlagenkomplexen wohl bei keiner komplex-heterozygoten Form unbedingt stabil ist. Wenn dann ein Faktor oder eine Faktorengruppe sich von dem einen Komplex loslöst und auf den antagonistischen Komplex übergeht, dann treten „mutierte" Keimzellen ins Leben. Das dürfte die Entstehungsweise der meisten „Mutationen" bei Oe. L. und ihren Artgenossen sein. Damit wäre aber der Vorgang der „Mutation", hier wenigstens, in der Hauptsache nichts anderes, als eine Aufspaltung, bei der infolge weitgehender Koppelung der Faktoren die meisten möglichen Kombinationen schon in den Keimzellen selten sind und zudem noch zahlreiche in den befruchteten Keimzellen zustande gekommene (zygotische) Kombinationen fehlschlagen, weil Homozygotie in bezug auf gewisse Faktoren verhängnisvolle Wirkung hat (nicht lebensfähig).

In besonders geringem Gleichgewicht, besonders „labil", scheint Oe. L. zu sein, was wohl mit der ungewöhnlich großen Zahl der Verschiedenheiten zwischen den sie zusammensetzenden beiden Komplexen (Oe. velans und Oe. gaudens) zusammenhängt (Renner).

Mutanten von besonderer Eigenart sind bei Oenothera die Riesen- oder Gigasformen, welche die doppelte Chromosomenzahl in ihren Zellkernen (28 in den Gewebszellen statt 14; 14 in den Keimzellen statt 7) wie die normale Form besitzen. Eine solche Riesenform entsteht vermutlich, wenn Keimzellen, bei denen die Reduktion der Chromosomenzahl unterblieben ist, also Polle und Eizelle, mit der „diploiden" Chromosomenzahl (14) zusammentreffen, was allerdings sehr selten der Fall sein wird; deshalb sind denn auch die echten Riesenformen sehr selten. Häufiger sind die Halbriesenformen (semi-gigas), durch Vereinigung einer „diploiden" (14 Chromosomen) und einer normalen („haploiden", 7 Chromosomen) Keimzelle gedacht, die dann 21 Chromosomen in ihren Keimzellen führen[2]).

Die von den Mendelschen Zahlenverhältnissen abweichende Inkonstanz der Zahlenverhältnisse bei Oe. L. erklärt Renner entwicklungsphysiologisch damit, daß bei der beträchtlichen genotypischen Verschiedenheit der Haploidenkomplexe, die in einer heterozygoten Oe.-Art zusammengespannt sind (s. u.), die Pollenkörner, die mit ungleichem Erbgut ausgestattet sind (also ungleiche Genotypen darstellen), auch verschiedene Keimungs- und Wachstumsgeschwindigkeit oder verschiedene Ausgiebigkeit des Wachstums besitzen, damit natürlich aber auch verschiedene Aussichten haben, zur Befruchtung zu gelangen.

Die Akten über die Erklärung der „Mutations"-Erscheinungen bei Oenothera sind heute noch nicht geschlossen. Es erscheint nicht ausgeschlossen, ja sogar wahrscheinlich, daß auch ein Teil echter Mutationen bei dieser hinsichtlich ihrer Erbanlagenkomplexe so wenig im Gleichgewicht befindlichen Pflanze vorliegt. Für das Studium der Mutationserscheinungen, der genotypischen Veränderungen der Lebewesen von innen heraus sind die Oe.-Arten aber heute sicher als das ungeeignetste Objekt erkannt, das man nur finden kann. Denn man weiß

seitigt wird und b) aktiv bleibt. Die heterogamen Arten zeichnen sich tatsächlich dadurch aus, daß ihre Samenanlagen und Pollenkörner zur Hälfte sich schlecht entwickeln und dann vollkommen untüchtig sind (O. Renner).

[1]) Die komplex-heterozygoten Formen sind aus homozygoten durch Kreuzung entstanden zu denken, dadurch, daß Anlagekomplexe der letzteren vereinigt bleiben und die homozygoten Formen in der Generationsfolge jeweils durch Entwicklungs- oder Lebensunfähigkeit ausgeschieden werden.

[2]) Die breitblättrige, 15 Chromosomen aufweisende „Lata"-Form entsteht wohl auch durch Störung der Chromosomenverteilung: durch Vereinigung einer normalen mit einer achtchromosomigen Keimzelle.

nicht, was in einem Falle, wie es eben meist zutreffend sein wird, Spaltungen sind und was als wirkliche „Mutation“ aufgefaßt werden könnte.

Auch an gewissen anderen Pflanzenarten sind von anderen Forschern Erscheinungen festgestellt worden, die Analogien mit den de Vriesschen Oenothera-„Mutationen“ zeigen. So sind bei den Lidforßschen Ergebnissen der Experimente mit Rubusarten bestimmt auch sehr verwickelte Heterozygotenspaltungen im Spiele.

Wenn nun auch die Erscheinungen bei Oenoth. Lam., die zur Begründung der ganzen Mutationslehre Veranlassung gaben, sich im ganzen nicht einwandfrei als Ausdruck spontaner Veränderungen der „genotypischen Konstitution“ (des Keimplasmas) deuten lassen, so steht nach den Ergebnissen der experimentellen Vererbungswissenschaft doch das **Vorkommen** solcher durch Veränderungen der Gene ohne Kreuzung verursachter **„Mutationen“** heute **außer** jedem **Zweifel:**

Zunächst hat Johannsen in seinen reinen Linien von Bohnen Mutationen zweifelsfrei festgestellt. Gleicherweise konnte Nilßon-Ehle in Svalöfer reinen[1]) Getreidelinien bei Hafer und Weizen offenbare Mutationen beobachten. Weitere Mutationen sind uns durch E. Baur bei Antirrhinum, durch Kießling[2]) in einer reinen Linie von zweizeiliger nickender Gerste (Hordeum distichum) bekannt geworden. Fruwirth hat bei selbstbefruchtenden Leguminosen Farbenmutanten in reinen Stämmen beobachtet[3]).

Bei Tieren, bei denen naturgemäß die Feststellung von Mutationen am schwersten fällt, erscheinen am einwandfreiesten die noch zu erwähnenden Angaben Towers über die Farbenmutationen beim Kartoffelkäfer (Leptinotarsa). Auch bei Fliegen (Drosophilafliege, Morgan), Schmetterlingen sind uns mit Recht als Mutationen angesprochene Veränderungen bekannt.

Auch bei ungeschlechtlich sich vermehrenden niederen Organismen, Trypanosomen, Bakterien, Hefen (Hansen), sind Mutationen einwandfrei beobachtet.

Wir werden also bei höheren und niederen Organismen gleichfalls mit Mutationen zu rechnen haben.

Wie schon a. a. O. (S. 33) ausgeführt wurde, handelt es sich bei den Mutationen um innerhalb der „genotypischen Konstitution“ (des Keimplasmas, „Idioplasmas“[4]) bewirkte Veränderungen, die in einer Abänderung, einem Latentwerden oder Verlust vorhandener bzw. in einem Neuerwerb oder Wiederinwirksamkeittreten latent gewordener Erbeinheiten (Gene oder, wie de Vries sagt, „Pangene“) bestehen können. Die von Gates beobachtete unregelmäßige Verteilung bzw. die von der Stammart verschiedenen Zahlenverhältnisse der Chromosomen in den Keimzellen von Pflanzenmutanten[5]) scheinen mitbeweisend nach Richtung der erwähnten Annahme zu deuten. Nach E. Baur beruhen die heute aus sicheren Experimenten bekannten Mutationen bei Pflanzen fast ausschließlich auf dem **Verluste** einer einzigen Erbeinheit. Es kommen aber, wie sich schon aus dem erblichen Verhalten vieler

[1]) Auch auf Individualauslese aufgebauten.

[2]) Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1912. Bd. VIII, H. 1/2.

[3]) Vgl. hierzu auch die neueste Fruhwirthsche Arbeit in Fühlings Ldw. Ztg. 1920, H. 1/2, S. 1.

[4]) D. h. jener wirksamen Bestandteile der Keimzelle, welche die Eigenheiten einer reinen Linie, Elementarart usw. bedingen, — ein Ausdruck, der am ehesten noch als gleichwertig mit „genotypischer Konstitution“ gebraucht werden kann.

[5]) Vgl. S. 69, Abs. 5.

Haustiere und Nutzpflanzenrassen gegenüber den Wildformen ergibt, sicher andere „Mutations“-Formen, vor allem sog. „Gewinn“-Mutationen vor.

b) Bewirkende Ursachen.

Über die die Mutationen bewirkenden **Ursachen** wissen wir bis heute im allgemeinen noch recht wenig. Nach den Untersuchungen der letzten Jahre aber scheinen sie besonders veranlaßt zu werden durch **starke Umweltreize.** So haben zum Beispiel Jahre mit extremen Lebensbedingungen (starker Trockenheit, Nässe usw.) verhältnismäßig zahlreiche Mutanten des Koloradokäfers geliefert.

Auch in zahlreichen **Versuchen** ist es bereits gelungen, durch Einwirkung künstlich geänderter Lebensbedingungen Mutationen zu erzeugen. Allbekannt sind ja hier die Versuche von Dorfmeister. Fischer, Standfuß, Weismann usw.; sie erzielten aus stark erniedrigten oder erhöhten Temperaturen ausgesetzten Puppen Falter, welche in ihren Abänderungen nördlichen oder südlichen Formen entsprechen. Solche Standorts-Varietäten waren auch beim Koloradokäfer zu erzielen[1]. Wurden die Lebensbedingungen durch entsprechende Verminderung oder Steigerung der Temperaturgrade noch extremer gestaltet, so ließen sich völlig neue Formen erhalten, die auch bestimmten, selten in der Natur auftretenden und teilweise schon sicher als Mutationen erkannten Typen glichen.

Daß hier tatsächlich Formen vorlagen, welche auch unter normalen Verhältnissen ihre neuen Merkmale zur Vererbung brachten, also gleichzeitig eine Abänderung des Idioplasmas, der genotypischen Konstitution, erlitten hatten, haben die weiteren Versuche Towers erwiesen[2].

In neuester Zeit sind durch alle möglichen äußeren Einwirkungen Mutationen erzeugt und die neuen Formen auf ihre Erblichkeit unter normalen Verhältnissen geprüft worden. Es würde hier zu weit führen, auf die mit Radiumbestrahlung usw. ausgeführten Versuche näher einzugehen.

Nach den bis heute gemachten Beobachtungen erscheint es wahrscheinlich, daß dieselben Mutationen durch verschiedene Reize erzeugt werden können, wie wohl auch umgekehrt die gleichen Reize verschiedene Mutationen auszulösen vermögen.

Welcher Art die inneren Ursachen sind, die neben besonders gestalteten äußeren Einflüssen das Auftreten von Mutationen zu bedingen vermögen, darüber sind wir derzeit noch ohne jede Kenntnis.

Interessante Ausführungen über das Auftreten von Mutationen vom Standpunkte der Wahrscheinlichkeit hat vor kurzem H. Freundlich[3]) geboten. Sie bewegen sich ungefähr in nachstehender Gedankenfolge:

In einer Keimzelle kann man sich die durchschnittliche Verteilung einer Molekelart so denken, daß eine bestimmte Reihe zueinander abgestimmter physikalisch-chemischer Vorgänge aufeinanderfolgt. Diese Folge bleibt auch erhalten, solange nur kleine Abweichungen vom Durchschnittswert der Verteilung eintreten, wie sie in kolloiden Lösungen durch die Bewegung der Teilchen nach bestimmten Gesetzen vor sich geht. Eine solche bestimmte Gruppe von Reaktionen, die zueinander abgestimmt neben- und nacheinander verlaufen, scheint das zu sein[4]), was man als „Gen“ bezeichnet. Der charakteristische Ablauf wird von jeder an ihm beteiligten

---

[1]) Aus Eiern, deren Träger in der Reifeperiode geänderten Lebensbedingungen ausgesetzt waren.

[2]) Vgl. auch Kronacher, Züchtungsbiologie, S. 122 ff., und die dort angegebene Literatur.

[3]) Naturwissenschaften. 1919, H. 45, S. 832 ff.

[4]) Vgl. Anm. 2 S. 63 und die dort im Text gegebenen Ausführungen.

Molekelart fordern, daß sie in bestimmter, begrenzter Menge vorhanden ist. Ist erheblich mehr oder weniger von einer Molekelart vorhanden, so wird das den regelmäßigen Ablauf beeinträchtigen, der Reaktionsverlauf und die Reaktionsfolge werden gestört werden.

Die unbefruchtete Keimzelle stellt einen stationären Zustand in diesem Sinne vor, der Schwankungen unterworfen ist, wie die Teilchen einer kolloiden Lösung. Durch den Befruchtungsvorgang wird der Ablauf der Reaktionsgruppen eingeleitet. Es wird darauf ankommen, in welchem Zeitpunkt, bei welchem Schwankungszustand also, die Befruchtung gerade eintritt.

Tritt sie in einem Augenblick ein, in dem durch sehr erhebliche Schwankungen in der Keimzelle eine sehr erhebliche Veränderung einer Molekelzahl statthat, so daß der regelrechte Ablauf gefährdet ist, dann erscheint es durchaus möglich, daß an Stelle dieses Ablaufs ein veränderter Ablauf der Reaktionsgruppen tritt, und zwar wohlverstanden ein grundsätzlich veränderter Ablauf, bei dem etwa neue Stoffe auftreten und auch die Geschwindigkeiten der Reaktionen und ihre Verknüpfung miteinander andere sind. Infolgedessen wird auch der weitere Ablauf der Lebensvorgänge bei dem aus dieser Keimzelle entstandenen Lebewesen ein anderer und die im Laufe dieses Lebens (wenn auch schon sehr bald) neugebildeten Keimzellen enthalten demgemäß veränderte Reaktionsgruppen. Es ist also eine nicht umkehrbare, vererbbare Veränderung eingetreten, — eine „Mutation".

Es ist immerhin wahrscheinlich, daß sich ein gewisser Bruchteil von Keimzellen in einer Generation oder innerhalb mehrerer Generationen im Zustande einer erheblichen Schwankung im Augenblick der Befruchtung befindet, womit auch übereinstimmt, daß die Mutationen einen bestimmten Bruchteil einer Generation auszumachen scheinen.

Das Auftreten von Mutationen wird nach verschiedenen Beobachtungen durch stark veränderte äußere Bedingungen, wie Veränderung der Temperatur, der Umgebung usw. (s. o.) beeinflußt. Das wäre nicht erstaunlich, denn die molekularen Schwankungen in einer kolloiden Lösung hängen stark von den äußeren Umständen ab (Temperatur, Zähigkeit des Lösungsmittels usw.). Es ist daher gut zu denken, daß die durch äußere Umstände bedingte Verschiebung die für die Mutation erforderliche große Schwankung wahrscheinlicher macht, als sie es unter den gewöhnlichen Umständen ist.

Wie groß eine Schwankung in einer Keimzelle sein muß, um das Auftreten einer „Mutation" zu veranlassen, ist natürlich schwer zu sagen. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß nach den Beobachtungen der Kolloidchemie des Reagensglases auch in der Kolloidchemie der Zelle Vorgänge vorhanden sind, die auf eine verhältnismäßig kleine Konzentrationsänderung mit einer derart großen Geschwindigkeit der Molekularbewegung antworten, daß eine für die Mutation erforderliche Störung des regelrechten Ablaufes der Reaktionen zustande kommt.

In diesem Zusammenhange möchte ich nicht verfehlen, im besonderen auch auf die neuen interessanten Untersuchungen O. Hartmanns über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhange mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe (Experimente an Amphibien) hinzuweisen[1]! Sie zeigen, in welch nachdrücklicher Weise durch z. T. nicht einmal sehr erhebliche Temperaturbeeinflussungen das Größenverhältnis und die physiologischen Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma der Zelle und ihrer Teile selbst bei erwachsenen Individuen beeinflußt werden können. Handelt es sich um Einflüsse, die, unmittelbar oder mittelbar, etwa durch die allgemeinen Stoffwechselbeziehungen des Körpers, auch auf die Keimzellen, zumal im Zustande der Reifung derselben, zu wirken vermögen, so ist eine Abänderung der in den Keimzellen niedergelegten

[1]) Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44, 1. H., S. 114/195. Vgl. S. 59 Anm. 2 und S. 62 Anm. 3 d. A.

Entwicklungsbedingungen, der „genotypischen Konstitution" und damit der durch sie bedingten „Reaktionsnorm", also die Bewirkung einer „Mutation", ohne weiteres erklärbar.

Die unter „Mutationen" verstandenen Abänderungen des Genotyps (des Idioplasmas) können, wie wir wissen, in Form von Habitusänderungen in Erscheinung treten oder auch in Gestalt von sog. Sprungvariationen, d. h. mehr oder minder erheblichen, außerhalb der normalen Modifikabilität liegenden, „richtungslosen"[1]) Abänderungen eines oder mehrerer Organe[2]). Neben derartig weitgehenden erblichen Abänderungen kommen aber auch solche vor, die sich nur auf sehr wenige, ja meist nur eine Eigenschaft erstrecken und dabei sehr geringfügiger Natur sind. Sie liegen innerhalb der gewöhnlichen Modifikationsbreite[3]) und sind deshalb nur auf dem Wege des Vererbungsversuches und der variationsstatistischen Betrachtung von den gewöhnlichen nicht erblichen Modifikationen (Somationen) zu unterscheiden bzw. festzustellen[4]).

Mutationen sind nun, wie uns die erwähnten Versuche lehren, unter Umständen durch mehr oder minder starke Veränderungen der umgebenden Verhältnisse hervorzurufen. Unter solchen Bedingungen ist ja im besonderen auch ihr Vorkommen in der freien Natur festgestellt. Die gleichen Ursachen: die Bedingungskonstellationen der umgebenden Verhältnisse sind es nach unserer Erfahrung (S. 33) aber auch, welche die nichterblichen Variationen, die Modifikationen, veranlassen. Geringfügige erbliche Abänderungen, Mutationen, liegen, wie oben erwähnt, sogar vielfach auch innerhalb der normalen Modifikationsbreite[5]). Mutationen stellen somit häufig äußerlich nichts anderes als normale oder auch extreme[6]), aber erbliche Modifikationen (Somationen) dar: Also unter Umständen ein und dieselbe Veränderung innerhalb des Rahmens der normalen Modifikabilität, nur hier lediglich durch Einwirkung der umgebenden Bedingungen auf den Körper veranlaßt, dort gleichzeitig von entsprechenden Veränderungen der Gene in den

[1]) Tower hat aber nachgewiesen, daß zum Beispiel die außerhalb der normalen Modifikationsbreite liegenden Mutationen des Koloradokäfers doch typisch in der Richtung der normalen Modifikabilität liegen; es wären also **über** die Grenzen der normalen Modifikabilität hinaus, in der Verlängerung der normalen Modifikationskurve befindliche erbliche Abänderungen.

[2]) „Sprungblastovariationen" Plates.

[3]) Das heißt innerhalb der durch die Erbanlagen normalerweise bedingten Schwankungsbreite eines Merkmals (vgl. z. B. Fig. 25).

[4]) Sie kennzeichnen sich dabei natürlich durch dauernde Verschiebung des Mittels in der Ausbildung der betreffenden Eigenschaft unter gleichen umgebenden Verhältnissen.

[5]) Beim Koloradokäfer waren nach Tower 2—5% der normalerweise in der freien Natur auftretenden (d. h. innerhalb der normalen Modifikationsbreite liegenden) Färbungen erblich, also Mutanten. Diese Zahl ließ sich durch Einwirkung künstlicher Bedingungen, speziell durch Temperatureinwirkungen, auf 62% steigern.

[6]) Wenn die Veränderung zwar außerhalb der Grenzen der normalen Modifikationsbreite, aber in der Verlängerung der „Richtung" der normalen Modifikationskurve liegt (vgl. oben Anm. 1).

Keimzellen begleitet bzw. in der Folge der Ausdruck dieser Veränderungen: die **Erblichkeit** bildet allein das unterscheidende Moment.

Da taucht nun unwillkürlich die Frage auf: Ist die Erblichkeit einer Variation eines Organismus immer bedingt durch eine voraufgehende Veränderung im Keimplasma, könnte nicht umgekehrt auch eine allein durch die Einwirkung der umgebenden Bedingungen gesetzte Variation, eine Modifikation (Somation), unter ganz bestimmten Umständen vom Körper aus in den Keimzellen festgelegt werden, so daß sie erblich, d. i. zur Mutante, wird? Eine Frage, die, im besonderen durch die eben erwähnten Experimente Towers (S. 73 Anm. 5) nahegelegt, überleitet zur Behandlung des gerade in der Tierzucht immer noch so heiß umstrittenen Problemes der sogenannten „Vererbung erworbener Eigenschaften".

2. Vererbung erworbener Eigenschaften.

a) Begriff der erworbenen Eigenschaften. Die Möglichkeit der Beeinflussung des „Keimplasmas" vom „Soma" aus.

Scharf gegensätzlich stehen sich im allgemeinen in dieser Frage die Meinungen gegenüber, die einen die Möglichkeit einer „Vererbung erworbener Eigenschaften" in des Begriffes engster Fassung (s. u.) streng verneinend, die andern sie ebenso überzeugt bejahend. Kaum ein anderes wissenschaftliches Problem hat die Gemüter in gleicher Weise bewegt, und nicht immer genügend sachlich und klar waren die Auseinandersetzungen; wohl einer der Hauptgründe, daß so viel Verwirrung der Anschauungen gerade in dieser auch für die praktische Züchtung so hervorragend bedeutsamen Frage herrscht.

Das Erste und Wichtigste ist hier die Begriffsfestlegung des Ausdruckes **„erworbene Eigenschaft"**: Als erworbene Eigenschaften sind allein unmittelbar äußeren Einflüssen oder auf Grund der Beziehungen des Organismus zur Umwelt veranlaßten inneren (physiologischen) Vorgängen entspringende Reizwirkungen zu verstehen; als „Vererbung erworbener Eigenschaften" eine Übermittelung solcher Reizwirkungen vom Körper („Soma") aus auf die Keimzellen und damit auf die Nachkommen. Es handelt sich also um Veränderungen, die in der ersten Generation „somatogenen", in der nächsten auf Grund einer „Übertragung" aus dem Soma an die Keimzellen blastogenen (Plate), d. h. dann durch die entsprechende Beschaffenheit der Keimzellen bedingten Ursprunges wären.

Auf Grund solcher Festlegung des Begriffes erworbener Eigenschaften scheiden zunächst von der Betrachtung aus: alle Fälle, in denen die eine bestimmte Veränderung bei den Eltern bedingende Reizursache auch bei den Nachkommen weiterwirkt[1], dann aber auch die Fälle, in welchen an der Hand bestimmter Beschaffenheit des Keimplasmas den Nachkommen die Empfänglichkeit für gewisse Reize übermittelt wird[2].

---

[1]) Zum Beispiel: Übertragung der Tuberkulose durch das mit Bazillen infizierte Vogelei auf das Kücken. (Vgl. Scheinvererbung, S. 47.)

[2]) Zum Beispiel: Vererbung der Disposition für Krankheiten (Tuberkulose) in Form einer schwächlichen Konstitution.

Soll also eine im „Soma" durch besondere Einwirkungen der Umwelt „erworbene neue Eigenschaft"[1]), auch unter normalen umgebenden Verhältnissen bei den Nachkommen wieder in Erscheinung treten, „vererbt" werden, so muß diese Veränderung in ihrer Anlage zunächst aus dem Körper, „Soma", in die Geschlechtszellen des betreffenden Individuums übergehen. Die nächste Frage lautet also: Ist die „Übertragung" einer solchen Reizwirkung aus dem Körpergebiete an die Keimzellen möglich? Wenn **nicht**, dann ist ein Wiederauftreten der während des individuellen Lebens unter dem Einfluß besonderer Umweltbedingungen erworbenen, „somatischen", Eigenschaften bei den unter normalen Verhältnissen gehaltenen Nachkommen **nur** denkbar, falls es sich um äußere Einflüsse handelt, die gleichzeitig mit dem jeweils besonderer, von der gewöhnlichen abweichender Ausgestaltung unterliegenden Körpergebiete auch die Keimzellen zu treffen und dort den „somatischen" gleiche Abänderungen hervorzurufen imstande sind.

Zunächst ist außer Zweifel, daß, selbst wenn man der noch viel vertretenen Weismannschen u. a. Anschauungen folgen will, wonach „Keimplasma" und „Soma" verschiedene voneinander unabhängige Teile des Organismus bezeichnen[2]), bestimmte Wechselbeziehungen zwischen Körperzellen und Keimzellen bestehen. Einmal sind die Keimzellen hinsichtlich ihrer Ernährung in den allgemeinen Stoffwechselkreislauf eingeschaltet, und dann stehen ja auch sämtliche Organe durch ihre sog. inneren Sekrete auf dem Wege der Blut- und Lymphbahnen in dauernden Stoffwechselbeziehungen. Überdies ist auch die Möglichkeit der Zuführung für gewöhnlich nicht im Körper vorhandener Substanzen aus dem Soma zu den Geschlechtszellen experimentell erwiesen[3]).

Soweit also durch Zuführung chemischer Substanzen aus den von der gewöhnlichen Beschaffenheit abweichenden Organen und Körperteilen eine Abänderung oder ein Ersatz der Erbanlagen in den Keimzellen im Sinne der im Körper vor sich gegangenen Veränderungen möglich ist, — d. h. soweit eine solche Stoffübertragung und stoffliche Beeinflussung wirklich gleichbedeutend ist mit einer „Übertragung" gedachter somatischer Neuerwerbungen[4]) an das Keimplasma —, muß natürlich eine dergestaltige „Vererbung erworbener Eigenschaften" zwar grundsätzlich als denkbar bezeichnet werden. Mit der heute noch stark verbreiteten Anschauung von dem Vorhandensein körperlicher „Erbeigenschaftsträger" in den Keimzellen, erstlich mit der Determinantenlehre im Sinne Weismanns, ist aber selbstredend eine derartige Vorstellung nur schwer vereinbar.

---

[1]) Also eine durch besondere Lebenslagefaktoren von der gewöhnlichen stark abweichende Beschaffenheit, eine mehr oder minder extreme „Modifikation" (S. 33).

[2]) Während doch der Körper, das „Soma", nur die Verwirklichung, das Ergebnis der Reaktionen der die Reaktionsnorm darstellenden „genotypischen Konstitution" der befruchteten Keimzelle darstellt. D. Verf.

[3]) Übertragung von gefütterten Farbstoffen (Sudanrot) auf die Eier.

[4]) Vgl. Anm. 1 dieser Seite.

Aber auch ohne eine Annahme körperlicher Vererbungsträger sind solchgestaltige Beeinflussungen der Keimzellen auf chemischem Wege [1]) nur schwer zu denken, da sie außerordentlich komplizierte Umsetzungen im Körper bzw. im Keimplasma und bei der Entwicklung zur Voraussetzung hätten.

Vor allem ist es, wie Haecker treffend betont, nicht möglich, sich den Vorgang der Wiedererweckung der gleichen Abänderungen wie beim Elterntier bei der Entwicklung des jungen Individuums als Folge der im Keimplasma vor allem auf chemischem Wege vor sich gegangenen Abänderungen zu denken. Die Kette von Ursachen und Wirkungen XYZ, welche von A (Individuum) zu a (abgeänderte Keimzelle) führt, müßte in umgekehrter Reihenfolge bei der Entwicklung des Nachkommen aus der Keimzelle wieder in Gang kommen; nur dann entspricht A wieder A. Bei der Art der für die Übertragung in Betracht kommenden Einflüsse (innere Sekrete, Umsetzungsprodukte auf dem Wege des Blutes oder auch Einwirkungen auf dem Wege der Nervenbahnen) könnte man aber nicht annehmen, daß diese Faktoren die Kette ZYX wieder zurückbildeten.

Verschiedentlich hat man ob der vorangedeuteten Schwierigkeiten die Vorstellung einer chemischen Beeinflussung der Keimzellen vom „Soma" aus vollständig verlassen und die Wirksamkeit eines dynamischen Prinzipes angenommen (Fischer, Plate):

Letztgenannter Forscher im besonderen hält eine Hypothese zur Erklärung der Vererbung erworbener Eigenschaften nur an der Hand der Determinantenlehre für möglich: die meisten Körperzellen enthalten neben einem vielleicht vorhandenen Rest von Keimplasma (vgl. S. 64) je nach den Körperregionen und Organen bzw. Organteilen als vorherrschend eine ganz bestimmte Determinantenart. Ein auf die Körperzellen einer Region ausgeübter Reiz würde diese Determinanten beeinflussen, diese ihrerseits die entsprechende Reaktion im Zellplasma auslösen. Denkt man sich sämtliche Körperzellen und die Keimzellen und damit die in beiden vorhandenen Teile von Keimplasma bzw. die Determinanten durch Leitungsbahnen, — wie sie durch die zwischen den Körperzellen verschiedentlich nachgewiesenen Plasmabrücken angedeutet werden, — verbunden, so würde der besondere Erregungszustand, der jeder Determinantenart infolge ihres besonderen atomistischen Aufbaues eigen ist, bei genügender Stärke auf dem Wege dieser Leitungsbahnen nach Art der Weiterleitung elektrischer Ströme, der Ätherschwingungen usw., auch den identischen Determinanten im Keimplasma zugeführt. Diese würden in gleichsinniger Weise abgeändert, so daß bei der Entwicklung der Keimzelle dann die vom Elter erworbenen somatischen Veränderungen bei den Nachkommen wieder in Erscheinung zu treten vermöchten.

Wer sich dieser geistreichen, aber doch reichlich komplizierten Hypothese trotz Ermangelung einer experimentellen Grundlage, erstlich nach Seite des Bestehens von Leitungsbahnen nach Art der oben angedeuteten, und unter gleichzeitiger Anerkennung der Determinantenlehre voll anzuschließen vermag, für den wird die Erklärung einer Vererbung erworbener Eigenschaften auf dem Wege der Übermittelung von „Leitungsreizen" [2]) in veränderter Form an das Keimplasma durch eine Reizleitung dynamischer Art, d. h. die Annahme einer **„somatischen Induktion"** (Detto) keine Schwierigkeiten mehr bieten.

Die Frage des Bestehens eines beeinflussenden Leitungszusammenhanges zwischen „Soma" und „Keimzellen" wurde auch experimenteller Prüfung unterstellt. Die in positivem Sinne ausgefallenen Versuche von Magnus und vor allem von Guthrie [3]) sind jedoch

[1]) Etwa durch Umsetzungsprodukte, welche aus den veränderten Körperteilen auf dem Wege des Blutes zu den Keimzellen gelangen und dort die Entwicklungstendenzen abändern.

[2]) Zunächst nur das „Soma" beeinflussenden Reizen.

[3]) Guthrie transplantierte in weiße Hühner die Eierstöcke schwarzer Hühner und ließ die Tiere dann von schwarzen Hähnen belegen; umgekehrt verpflanzte

hinsichtlich der Rassereinheit der verwendeten Tiere angefochten und deshalb vorläufig um so weniger beweisend, als andere Versuche gleicher Richtung ein durchaus negatives Resultat ergaben. Was im besonderen die Versuche von Guthrie anlangt, so wendet Davenport vor allem auch dagegen ein, daß die Färbung der Nachkommenschaft auf der nur teilweisen Entfernung des Eierstockes der weißen Henne und dem Wiedernachwachsen desselben bzw. der Resorption des eingepflanzten schwarzen beruhe. Kaltenbach[1]) hat die Guthrieschen Versuche an reinrassigen Rouen- und Pekingenten mit negativem Erfolge wiederholt:

Hier stellte es sich bei den Versuchen heraus, daß es wegen der flächenhaften Verwachsung des Eierstockes mit der Hohlvene völlig unmöglich ist, den Eierstock von dem Blutgefäß irgendwie auf blutigem Wege vollkommen abzutrennen. Der etwa bohnengroße Eierstock wurde deshalb auf andere Weise, durch Fixation mit 40%igem Formalin, zerstört. Ließ man junge Pekingenten nach der Kastration leben, so bekamen sie nach der ersten Mauser die typischen Erpelfedern.

Nachdem K. sich vergewissert hatte, daß eine völlige Kastration möglich sei, wechselte er die Eierstöcke von ungefähr acht Wochen alten, reinrassigen Rouen- und Pekingenten aus; er pflanzte in kastrierte Tiere den Eierstock einer anderen Rasse, also Peking-Eierstock in Rouen-Enten und umgekehrt. Der eingepflanzte Eierstock war nach Ablauf eines Jahres verschwunden und nach der Frühjahrsmauser trat wieder die Erpel-Befiederung auf.

In Anbetracht der anatomischen Übereinstimmung in der Topographie der Keimdrüsen bei Hühnern und Enten darf man wohl annehmen, daß bei Guthries Versuchen der eingepflanzte Eierstock resorbiert wurde, der nur teilweise entfernte aber wieder nachwuchs.

Versuche Castles bei Kaninchen, bei denen die Übertragung der Eierstöcke gelang, haben übrigens gezeigt, daß der Körper der Tragamme die Keimzellen des neueingesetzten Eierstockes nicht beeinflußt.

Versuche B. Klatts mit Eierstocksübertragungen bei einer Gelb-, Normal- und Schwarzrasse des Schwammspinners konnten gleichfalls keinerlei Beeinflussung der Keimzellen bzw. der daraus erzielten Nachkommen im Sinne der Beschaffenheit der Wirtsrasse feststellen[2]).

Jedenfalls sind wir bis heute nicht im Besitz irgend eines vollgültigen Beweises für das Bestehen eines beeinflussenden „Leitungszusammenhanges“ zwischen „Soma“ und „Keimzellen“.

---

er in schwarze Hennen die Eierstöcke weißer Tiere und verwendete zum Belegen weiße Hähne. Erstenfalls erhielt er zwölf schwarz- und weiße Kücken, im zweiten neun weiße und elf schwarze. Eine somatische Eigenschaft, die Farbe der Mutter, hätte also hier die den transplantierten Eierstöcken entstammenden Eier beeinflußt in der Weise, daß die Farbe der (Wirts-)Mutter teilweise bei den Nachkommen wieder in Erscheinung getreten wäre, womit — wenn nicht etwa für die Farbbildung besondere Verhältnisse vorliegen — wenigstens die Übertragung normaler „somatischer“ Eigenschaften auf die Nachkommenschaft erwiesen wäre.

[1]) Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 17, 1917, No. 3.

[2]) B. Klatt, Experimentelle Untersuchungen über die Beeinflußbarkeit der Erbanlagen durch den Körper. S. A. a. D. S. Ber. der Ges. naturforsch Freunde. Berlin, Jg. 1919, Nr. 2.

Die „Genotypus"lehre (S. 63 ff.) denkt sich, wie wir wissen, die Ausgestaltung des Organismus, seine jeweilige Erscheinungsform, den „Phänotyp" (S. 65), abhängig von der „genotypischen Konstitution" (S. 25) in der befruchteten Keimzelle, welche die „Reaktionsnorm" bedingt, und von den bei der Entwickelung wirksamen Lebenslagefaktoren. Sie betrachtet den Organismus als das Ergebnis einer Kette von nacheinanderfolgenden Reaktionen nicht nur der ursprünglich in den beiden für die befruchtete Keimzelle grundlegenden Gameten (väterliche und mütterliche Keimzelle) gegebenen Konstitutionselemente, sondern auch der gehäuften Produkte dieser primären Reaktionen. Wer sich dieser, eine rein morphologische Deutung der Vererbungsvorgänge durch Vermittlung der Keimzellen ablehnenden, auf dem Boden physiologischer Betrachtungsweise (S. 61 ff.) der Vererbungsvorgänge stehenden Genotypuslehre anschließt, wird von vornherein auch die Ausdrucks- und Vorstellungsweise von einer „Übertragung" von körperlichen Eigenschaften an die Keimzellen von der Hand weisen müssen. Wenn infolge einer Beeinflußung des Organismus durch ganz besondere Lebenslagefaktoren seine Erscheinungsform in irgendwelchen Richtungen mehr oder minder starke Abweichungen von der gewöhnlichen Beschaffenheit zeigt, so ist damit noch in keiner Weise ein Recht zu der Annahme gegeben, daß auch die genotypische Konstitution, die ja wieder in den Keimzellen des betreffenden Individuums niedergelegt ist, dort irgendwie geändert wurde. Und ein Wiedererscheinen eines unter besonderen Lebenslagefaktoren zustande gekommenen Entwicklungsproduktes einer bestimmten genotypischen Konstitution, des Ergebnisses einer besonders extremen Reaktionsfolge derselben, — wie man in dieser Denkweise eine solche „erworbene Eigenschaft" begrifflich festlegen müßte, — bei den unter normaler Lebenslage erwachsenen Nachkommen wäre ja nur dann denkbar, wenn bei der Entwicklung und Ausgestaltung des fraglichen Individuums seinerzeit gleichzeitig die genotypische Konstitution, die Reaktionsnorm seiner Keimzellen unter dem unmittelbaren bzw. mittelbaren Einflusse der umgebenden Verhältnisse eine Abänderung erfahren hätte: Und zwar eine Abänderung in der Weise, daß auf Grund der geänderten Reaktionsfolge nun unter normaler Lebenslage das gleiche Produkt entsteht, wie es durch Einwirkung extremer Umgebungsfaktoren auf die ursprüngliche genotypische Konstitution der Keimzelle, der das Mutterindividuum entstammte, hervorgetreten war. D. h. es müßte unter dem unmittelbaren bzw. mittelbaren Einflusse der Lebenslage eine „Mutation" (S. 70) der Erbanlagen, der genotypischen Konstitution, erfolgt sein, und zwar gerade nach der im „Phänotyp" des Mutterindividuums zur Anschauung gekommenen besonderen Richtung. Derartige „Mutationen" sind aber im allgemeinen, wie wir wissen, für extreme Unterschiede selten, selten auch in einer der Abänderung des Mutterindividuums gleichsinnigen Richtung, wie uns ja die Erfolglosigkeit einseitig gerichteter Zuchtwahl (Selektion) in reinen Linien bzw. genotypisch einheitlichen Elementararten oder in bezüglich bestimmter Eigenschaften homozygoten Beständen klar gezeigt hat (S. 35).

b) Die für die Vererbung in Frage stehenden Arten von „somatischen" „Neuerwerbungen".

1. Durch mechanische Eingriffe veranlaßte Verletzungen und Verstümmelungen des Körpers und künstlich erregte Krankheiten.

Verschiedentlich wollte man selbst destruktive Veränderungen nach Art des Schwanzverlustes durch Abschneiden oder durch Unglücksfall und Ähnliches als möglicherweise vererblich darstellen.

Die Erfahrungen der Völkerkunde wie der Tierzucht widersprechen einer solchen Annahme in gleicher Weise wie der Ausfall diesbezüglich unternommener Versuche[1]). Man kann diese Fälle wohl ohne weiteres aus der Diskussion ausscheiden.

Verletzungen und ihre Folgen sollen auch zur Bildung neuer oder besonders gearteter Organe und durch deren Vererbung zur Entstehung von Gattungs-, Art- und Rassencharakteren Veranlassung geworden sein. Auf solche traumatische Veranlassung glaubt zum Beispiel Dürst die Bildung der Hörner zurückführen zu müssen: durch Stoßen mit dem Kopfe hätten die hornlosen Urformen eine pathologische Reaktion der Haut und der Knochenhaut (des Periostes) an der Stelle der späteren Hörner hervorgerufen, die durch Vererbung im Laufe der Jahrtausende konstant geworden sei und sich mit der Entwicklung der Arten zu den verschiedenartigen Hornbildungen differenziert habe. In ähnlicher Weise soll das Nackthalshuhn auf Grund von Vererbung einer durch fortgesetztes Rupfen seitens anderer Hühner sowie Sonnenbestrahlung verursachten Hautentzündung und Federkrankheit zustande gekommen sein. Irgendwie einwandfreie Beweise für derartige Annahmen liegen in keiner Weise vor; vielmehr stellt die Erklärung solcher Bildungen auf Grund unvermittelter Keimplasma-Variationen (Mutationen) nach wie vor die zwanglosere, naheliegendere und wenigstens einigermaßen durch Beispiele begründete Erklärung dar.

Ähnlich sind die Verhältnisse gelagert bezüglich der von Dürst als erwiesen angenommenen Vererbung der durch extragerminale Einflüsse verursachten Mißbildungen bzw. der Entstehung von Rassenmerkmalen durch Vererbung solchgestaltiger Veränderungen. So soll nach Dürst u. a. Vererbung eines auf Grund extragerminaler[2]) Einflüsse embryonal erworbenen Wasserkopfes Veranlassung zur Entstehung des Haubenhuhnes geworden sein, das an der Hand künstlicher Zuchtwahl dann diese Mißbildung als konstantes Rassenmerkmal erwarb. Ähnlichen Entstehungsweisen sollen die Haubenente, die Dachsbeinigkeit bei Hund und Ziege, die Schwanzlosigkeit, Vielzehigkeit (Polydaktylie) bei Hühnern, die Verwachsenzehigkeit (Syndaktylie[3]) beim Schwein usw. zugrunde liegen. Irgendwie zwingende Beweise für die Entstehung dieser und ähnlicher Formen an der Hand der Vererbung von embryonalen Mißbildungen, die durch unbekannte äußere Reize zustande gekommen sind, sind bis heute nicht erbracht worden; und so wird man auch sie bis auf weiteres als spontane Keimes-Variationen betrachten müssen, deren Vorkommen wenigstens experimentell außer Zweifel gestellt ist.

Hierher zählten auch die vielberufenen Brown-Séquardschen Versuche: Epileptische und andere auf Erkrankung des Nervensystems beruhende Erscheinungen, die an Meerschweinchen durch Verletzungen des Zentralnervensystems an Hand operativer Eingriffe hervorgebracht werden, sollen sich als erblich erwiesen haben; diese künstlich herbei-

---

[1]) Weismann zum Beispiel kupierte Mäusen durch 19 Generationen die Schweife, ohne irgendeine gleichgerichtete Veränderung bei den Nachkommen erzielen zu können.

[2]) Außerhalb des Keimplasmas gelegener.

[3]) Vgl. S. 67, Abs. 3 (Mutation).

geführte Störung der nervösen Konstitution soll auf die Nachkommen „übertragen“ werden. Durch die von verschiedenen Seiten erfolgte Nachprüfung dieser Versuche und Angaben wurden sie teilweise[1]) schon stark in Frage gestellt, aber die Versuchsergebnisse waren immerhin noch verschiedenfältig und schwer zu deuten. Nach den neuen Arbeiten von T. Graham-Brown scheint es aber klar zu sein, daß es sich in diesem Falle nicht um Erblichkeit, sondern, wie Johannsen sich ausdrückt, um eine Art von „Tradition“ handelt: Die durch den operativen Eingriff in der regelmäßigen Tätigkeit ihres Nervensystems stark beeinträchtigten und gestörten Tiere zeigen unter anderem auch die Neigung, ihre gelähmten und gefühllos gewordenen Zehen abzunagen, und zwar nicht nur ihre eigenen, sondern auch die ihrer Jungen. Diese Beschädigung hat aber bei den Jungen ähnliche nervöse Zustände zur Folge, wie sie für die durch die Operation in ihrem Nervensystem gestörten Elterntiere kennzeichnend sind. Werden die Jungen rechtzeitig vor dem Benagtwerden durch die Eltern geschützt, so konnten keine der bisher als „Übertragung“ der nervösen Störungen zu deutende Erscheinungen bei den Jungen beobachtet werden. Übrigens ein sehr interessanter Beleg, in welcher Weise eine nicht erkannte und beobachtete Fehlerquelle die Deutung von Versuchsergebnissen beeinträchtigen kann!

2. Durch Gebrauch oder Nichtgebrauch eines Organes bedingte Veränderungen.

Es ist allgemein bekannt, daß durch Gebrauch und Nichtgebrauch Form, Größe, innere Gestaltung und Grad der Verwendbarkeit der einzelnen Organe für ihren Zweck erhebliche Veränderungen erleiden.

Als bekannteste Beispiele sind uns ja die bedeutende Ausbildung[2]) und gesteigerte Leistungsfähigkeit der Arm- und Beinmuskulatur beim Turner und Athleten bzw. beim Bergsteiger und Radfahrer geläufig, als gegensätzliche Fälle die Verringerung und Schwäche der Muskeln eines gebrochenen, lange im Verband gelegenen und außer Tätigkeit gesetzten Armes oder Fußes (Fig. 37). Wie weit Gebrauch und Nichtgebrauch den feineren Bau der Organe beeinflussen, lehrt zum Beispiel der Vergleich des Durchschnittes eines normalen und eines schief verheilten Oberschenkelhalses beim Menschen (Wolf): der geänderten Zug- und Druckrichtung bzw. Richtung der Kraftlinien entsprechend ordnen sich im schief verheilten Schenkelhals die Lamellen der Spongiosa so um, daß sie wieder in den Kraftlinien zu stehen kommen und die angreifenden Zug- und Druckwirkungen wieder gleichmäßig auf die festen Wände der Knochenröhren übertragen werden (Hesse) (Fig. 38).

Werden nun bestimmte Körperteile zahlreiche Generationen hindurch stets in derselben Weise durch Gebrauch oder Nichtgebrauch beeinflußt und abgeändert, so sollen nach Meinung der Vertreter der Lamarckschen Lehre (vgl. Abschn. 4, Abtlg. III: Artbildung) solch „zweckmäßige“ funktionelle Anpassungen durch „Übermittelung“ an das Keimplasma erblich werden. Durch Häufung solcher Gebrauchs- und Nichtgebrauchswirkungen auf dem Wege der Vererbung durch Generationen soll dann fortschreitende Entwicklung oder Rückbildung eines Organes bewirkt werden.

Für eine derartige Annahme besteht derzeit keinerlei irgendwie geartete, einwandfreie experimentelle Beweisgrundlage[3]).

---

[1]) Arbeiten von Maciesza und Wrzosek.

[2]) Sie ist nach Roux in der Weise zu erklären, daß der durch den Gebrauch gesetzte (der funktionelle) Reiz das arbeitende Gewebe auch zu vermehrter Nahrungsaufnahme anregt.

[3]) Eine Vererbung funktioneller Abänderungen vermöchte man am ehesten sich vorzustellen, wenn der die funktionelle Anpassung jeweils setzende Reiz (also „Leitungsreiz“, S. 76) gleichzeitig als Simultanreiz zu wirken vermöchte, d. h. als ein Reiz, der gleicherweise „Soma“ **und** „Keimplasma“ nach gleicher Richtung zu beeinflussen in der Lage wäre. Aber auch für eine solche Annahme fehlen derzeit alle entsprechende Grundlagen.

Abgesehen davon, daß man auch solch einfache „aktive Anpassungen" in der Artbildung zwanglos an der Hand spontan — ohne Beeinflussung seitens des „Somas" (Körpers) — entstandener Keimplasma-Variationen und nachfolgender Zuchtwahl erklären kann, spricht auch die tägliche züchterische Erfahrung und Beobachtung gegen die Vererbbarkeit von Funktionswirkungen. Längst müßten sonst bestimmte Organe und Fähigkeiten bei den Tieren bestimmter Arten, Rassen und Stämme in ganz anderer Weise, als es tatsächlich im Durchschnitte der Fall ist, ausgebildet sein, zumal, wenn man die oft schon durch sehr lange Zeit einwirkende künstliche Zuchtwahl mit in Betracht zieht; tatsächlich müssen aber umgekehrt, wie wir das täglich sehen können, durch Übung jeweils in zahlreichen Generationen erworbene Eigenschaften in den folgenden Generationen immer wieder aufs neue erworben werden. Was vererbt wird, ist die Fähigkeit zu einem mehr oder minder hohen Grad funktioneller Anpassung; ohne entsprechende Anlage bleibt auch die Übung unwirksam, ohne Übung die Anlage unausgebildet. Anlagen und Ausbildung derselben durch Übung bedingen den Organismus nach seinen jeweiligen Formen und Fähigkeiten, und bei ähnlichen Anlagen sehen wir unter geänderten umgebenden Bedingungen und ihnen angepaßter verschiedener Funktion auch verschiedene Funktionswirkungen an Nachkommen und Eltern in Erscheinung treten.



Fig. 37. Inaktivitätsatrophie (als Folge einer chronischen Kniegelenkslahmheit, entstanden innerhalb 8 Wochen). Originalaufnahme des Verfassers[1]).

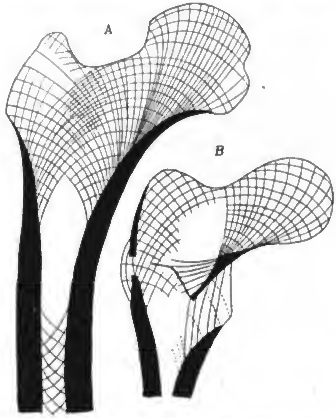


Fig. 38. Schematische Darstellung der Anordnung der Spongiosa auf dem Längsschnitt durch einen normalen (A) und einen schief verheilten (B) Schenkelhals des Menschen. Nach Wolf aus Hesse.

A. Die Anordnung der Spongiosa mit den sich rechtwinklig kreuzenden Knochenlamellen zeigt an dem gebogenen Schenkelhals und Gelenkkopf die gleichen Grundzüge, wie sie von den Technikern für gebogene Krahne berechnet werden. B. Nach der schief erfolgten Heilung des Schenkelbruches ordnen sich die Spongiosalamellen im Laufe der Heilung so, daß sie wieder in den Kraftlinien zu stehen kommen. (Hesse.)

Eine durchschnittliche Vererbung funktioneller elterlicher Anpassungen wäre aber auch, wie Hesse einmal mit Recht betont hat, durchaus nicht im Interesse der Nachkommen-Individuen (und damit des Züchters)

[1]) Die Kuh, der ein Vorderfuß hochgehoben war, fußte während der Momentaufnahme mit der Sohle des kranken Beines.

selbst gelegen. Diese würden vielmehr durch eine Vererbung generationenweise nach gleicher Richtung zielender funktioneller Anpassungen in ihrer Anpassungsfähigkeit, die eine den jeweiligen Lebensverhältnissen entsprechende Ausformung der überkommenen Anlagen nach verschiedener Richtung innerhalb weiter Grenzen gestattet, eine erhebliche Einbuße erleiden und für ganz bestimmte Leistungen in einseitiger Weise „prädestiniert". Die funktionelle Anpassung wird sich wohl häufig wieder in der Richtung der überkommenen Anlagen bewegen, unter Umständen wird sie der Vererbungsrichtung aber auch entgegenzuwirken und dadurch als Ausgleichsmittel zu dienen haben.

Für den Züchter wird es nur darauf ankommen, durch überlegte Zuchtwahl sich jeweils die für bestimmte funktionelle Anpassungen geeignetst veranlagten Tiere zu erstellen und durch entsprechende Übung und Gebrauch die vorhandenen Anlagen zu ihrer vollen Ausbildung zu bringen.

Von den Anhängern der Vererbung funktioneller Anpassungen wird geltend gemacht, daß ein Beweis für das Statthaben solcher Vererbung auf experimentellem Wege überhaupt nicht beizubringen sei, da für die Festlegung solch funktioneller Anpassungen im Keimplasma auch auf dem Wege „somatischer Induktion" (S. 76) eine sehr bedeutende Anzahl von Generationen nötig wäre. Die Beweise werden deshalb der Artbildungslehre entnommen (Entstehung rudimentärer Organe usw.); wir werden dort (Abschnitt 4, Abtg. III) noch Näheres darüber hören. Es mag aber gleich an dieser Stelle bemerkt sein, daß auch für die dort gebrachten indirekten „Beweise" andere, mindestens ähnlich befriedigende Erklärungsweisen zur Hand sind.

3. Instinktvariationen.

Während des Einzellebens und besonders durch Generationen erworbene Erfahrungen und Lebensgewohnheiten sollen auf die Nachkommen übertragen werden und bei ihnen als instinktartige Handlungen wieder zutage treten.

Verhältnismäßig zahlreich sind die aus neuester Zeit hierüber vorliegenden Versuchsergebnisse, die aber zum Teil keineswegs beweisend, zum Teil auch auf anderem Wege durchaus befriedigend zu erklären sind. Ich gehe hier nur kurz auf den meist angeführten bekannten Versuch Kammerers mit der Geburtshelferkröte ein:

Die Geburtshelferkröte begattet sich auf dem Lande und legt auch ihren Laich dort ab; die Zahl der sehr großen und dotterreichen Eier ist verhältnismäßig gering. Das Männchen hilft dem Weibchen die Eier (die Laichschnur) aus der Kloake ziehen, wickelt sich die Eierschnüre um die Hinterbeine, wo sie durch eine antrocknende Gallerte kleben bleiben, und trägt sie bis zur Ausschlüpfungsreife der Larven herum. Zu diesem Zeitpunkt begibt sich das Männchen ins Wasser, wo die Eihüllen bersten. Die Larven besitzen schon innere Kiemen.

Hielt nun Kammerer die Geburtshelferkröten bei erhöhter Temperatur (25—30° C) in mit Wasserbecken versehenen Terrarien, so hielten sich die Tiere mehr im Wasser auf, begatteten sich dort und legten auch dort ihre Eier ab. Die Gallerthüllen der Eier quellen dort stark auf, die Männchen vermögen sich die Eier nicht anzuheften, dieselben bleiben vielmehr im Wasser liegen. Im Laufe der Generationen gewöhnen sich die Tiere an diese Fortpflanzungsweise, die Zahl der Eier nimmt zu, die Eier selbst aber werden kleiner, dunkler, dotterärmer. Die Larven schlüpfen schon sehr frühzeitig mit äußeren Kiemen aus.

Der Instinkt der Geburtspflege bei der Geburtshelferkröte erweist sich also stark veränderbar.

Die Nachkommen derartig veränderter Geburtshelferkröten zeigten nun, auch wenn sie unter **normalen** Bedingungen gehalten wurden, nicht den Brutpflegeinstinkt, sondern legten ihre Eier von selbst ins Wasser ab, ja in der dritten Generation führten die Männchen sogar von selbst im Wasser die Begattung aus.

Daß es sich hier tatsächlich um eine Festlegung der vom Einzeltiere während des Lebens „erworbenen" Lebensgewohnheiten in den Keimzellen handelt, zeigt die von Kammerer mitgeteilte Tatsache, daß bei Kreuzungen von Tieren ohne Geburtspflegeinstinkt mit solchen, welche den Geburtspflegeinstinkt besitzen, die neue Eigenschaft in der Vererbung den Mendelschen Regeln (s. S. 96 ff.) folgt, wobei das dominante Merkmal jeweils an den Vater, das rezessive an die Mutter gebunden erscheint.

Verschiedentlich ist die Richtigkeit der Ergebnisse der Kammererschen Versuche, denen unter anderen Fehlerquellen auch Unreinheit des Ausgangsmaterials zur Last gelegt wird, angezweifelt, und als Ursache der oben berichteten Erscheinungen ist Nachwirkung[1]) (S. 40) bezeichnet worden.

Wir wollen hier von jeder Kritik an diesem und anderen (S. 84) K.schen Versuchen absehen und die Ergebnisse und Angaben als unbestritten und richtig annehmen.

Aber auch dann ist es durchaus nicht notwendig, das Auftreten der neu erworbenen Lebensgewohnheiten auch bei den unter normalen Verhältnissen lebenden Nachkommen an der Hand einer „somatischen Induktion", einer Übermittelung aus dem „Soma" auf die Keimzellen, zu erklären. Viel näher liegt eine andere Lösung: die die Instinktabänderung bewirkenden Einflüsse sind Einflüsse der allgemeinen Lebenslage[2]) (Temperatur, Feuchtigkeit), die sich gleicherweise auf den Körper und seine Funktionen, wie auf die Keimzellen selbst zu erstrecken vermögen. Da die neuen Lebensgewohnheiten aber anderweit verbreitete, dem Lurchgeschlechte ursprünglich eigentümliche Anlagen darstellen, so wird man nächstliegend diese „vererbbare Neuerwerbung" als eine durch den Einfluß der allgemeinen Lebenslage erfolgte Wiedererweckung schlummernder Anlagen im Keimplasma bzw. einer Neuerweckung derselben ansprechen dürfen, ja müssen, — als eine Mutation.

4. Abänderungen, welche durch Beeinflussung der Gesamtorganisation der Lebewesen seitens der allgemeinen Lebenslage bewirkt sind.

Die Zahl der hierher gehörigen Versuche hat in neuester Zeit außerordentlichen Umfang angenommen, so daß hier nur auf einige derselben in Kürze eingegangen werden kann.

Den **Schmetterlingsversuchen** von Fischer, Standfuß u. a., welche durch Einfluß von Hitze oder Kälte auf Puppen, mehr oder minder auch auf die unter normalen Verhältnissen aufgezogenen Nachkommen vererbbare Abänderungen der Flügelzeichnung und -färbung bei den Faltern[3]) hervorzurufen vermochten, sind wir schon begegnet (S. 26, S. 67, 71).

Weiter wissen wir (S. 71), daß Tower beim **Koloradokäfer** die in der Natur aufgefundenen Mutationen durch den Einfluß geänderter Außenbedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit, Luftdruck) auf Puppen auch künstlich zu erzielen vermochte. Von Interesse ist dabei, daß die solchermaßen erzielten Veränderungen nicht erblich waren. Wurden jedoch die fertigen Käfer **in der Reifeperiode der Geschlechtsprodukte**[4]) unter denselben Bedingungen gehalten, so erlitten sie zwar selbst keine Veränderungen mehr, wohl aber wies die den Eiern ent-

[1]) Auf die erste Generation haben die Bedingungen, welche die Muttertiere beeinflußt, „modifiziert" hatten, noch eingewirkt, die Tiere haben ihre erste Entwicklung selbst noch unter anderen Bedingungen als normale Vergleichsindividuen durchgemacht, da sie ja u. a. im Eistadium noch übernormalen Temperaturen ausgesetzt, als Larven mit äußeren Kiemen ins Wasser abgesetzt waren.

[2]) Vgl. 4.

[3]) Welche teilweise den in nördlichen oder südlichen Gebieten verbreiteten Formen glichen.

[4]) Aus späteren, wieder unter normalen Umgebungsverhältnissen verlaufenen Eireifungs- und Eiablageperioden stammende Eier entwickelten auch wieder normale Käfer.

stammende Nachkommenschaft die gleichen Abänderungen in **erblicher** Weise auf, wie die den unter gleichen abnormen Verhältnissen gehaltenen Puppen entstammenden Individuen.

Die bei der **Geburtshelferkröte** unter dem Einflusse der allgemeinen Lebenslage neben der Abänderung des Geburtspflegeinstinkts erzielten dauernden Umgestaltungen, wie Zahl und Beschaffenheit der Eier, der Larven, das Auftreten von Daumenschwielen bei den Männchen zum Festhalten der Weibchen im Wasser bei der Begattung wie bei anderen Lurchen usw., sind gleichfalls schon bekannt geworden (S. 82/83).

In ähnlicher Weise vermochte Kammerer durch trockene bzw. feuchte Haltung des **Feuersalamanders** bzw. **Alpensalamanders** den ersteren zur Annahme der Fortpflanzungsgewohnheiten des Alpensalamanders [1]) zu zwingen, den letzteren in seinen Fortpflanzungsgewohnheiten denen des Feuersalamanders zu nähern [2]) — Veränderungen, welche sich in der Nachkommengeneration erhielten.

Bei allen diesen und ähnlichen Fällen war man nun, die unbedingte Richtigkeit aller dieser Versuchsergebnisse angenommen, vielfach geneigt, das Wiedererscheinen der unter Einwirkung einer abnormen Lebenslage hervorgerufenen Abänderungen bei den normal gehaltenen Nachkommen als eine „Vererbung erworbener Eigenschaften", d. h. als eine „Übertragung" der Abänderungen aus dem „Soma" auf die Keimzellen zu deuten. Erscheint nun solche Deutung begründet bzw. veranlaßt oder bestehen noch andere, vielleicht näherliegende Erklärungsmöglichkeiten?

Wo es sich zunächst nur um eine oder zwei wieder unter normalen Verhältnissen gehaltene Nachkommengenerationen handelt, kann das Wiederauftreten solcher bei den Eltern durch klimatische Einflüsse, durch künstliche Einwirkung von Hitze, Kälte, Feuchtigkeit, Trockenheit, veränderten Luftdruck usw. hervorgerufener Veränderungen an der Nachkommenschaft vielfach sehr natürlich als sog. **„Nachwirkung"** (E. Baur) Erklärung finden (S. 40, 49): Dieselben Einflüsse, welche die Veranlassung der Modifikationen bei der Elterngeneration waren, vermochten dann gleicherweise auch die Keimzellen [3]) oder gar den Embryo während der Entwicklung in der Zeit seiner stärksten Modifikationsfähigkeit zu beeinflussen. In gleicher Weise wie bei den Eltern kommen dann auch bei den Nachkommen wieder dieselben, im Keimplasma niedergelegten, für gewöhnlich aber nur deshalb nicht in Erscheinung tretenden Modifikationsmöglichkeiten zur Ausbildung, weil die außerordentlichen sie bedingenden Verhältnisse fehlen.

Als solche „Nachwirkung" muß u. a. wohl das Wiederauftreten sog. Hitzewirkungen bei Mäusen und Ratten (Przibram) angesprochen werden:

Bei stark erhöhten Temperaturen (30—35°) durch einige Generationen gehaltene Ratten zeigen ein schütteres Fell, sie werden bei geringerer Größe als sonst geschlechtsreif und bleiben auch an sich kleiner, besonders auffallend ist aber die außerordentlich starke Ausbildung der Geschlechtsteile der männlichen Hitzeratten. Paaren sich nun solche Hitzeratten zweiter oder dritter Generation, nachdem sie wieder in kühlere Temperatur zurückversetzt sind, so findet keine Übertragung der Hitzemerkmale statt. Nehmen die Hitzeratten-Weibchen aber noch bei Haltung in der stark erhöhten Temperatur auf und werden sie erst nachher in kühlere Temperatur versetzt, so tritt auch an den Jungen frühe Geschlechtsreife und geringere Größe sowie etwas schüttere Behaarung, bei den Söhnen aber im besonderen — wenn auch im Vergleich mit den Vätern etwas abgeschwächt — wieder eine Überernährung der Geschlechtsteile in Erscheinung [4]).

Wie steht es aber mit der Erklärung der Fälle, in denen solche sich als „Nachwirkung" äußernde Beeinflussung der Keimzellen oder der sich ent-

[1]) Wenige, ausgebildete Junge zur Welt bringen.

[2]) Eine größere Anzahl äußere Kiemen tragender Larven ins Wasser abzusetzen.

[3]) Im Eiplasma sollen ja nach erfolgter Eireife schon bestimmte organbildende Bezirke vorgebildet sein (Rabl). Vgl. auch Anm. 4 dieser Seite.

[4]) Wie stark die Zellen und natürlich auch die Keimzellen (wohl auf dem Wege geänderter Stoffwechselvorgänge im Körper) nach Richtung der morphologischen und physiologischen Kernplasmarelation gerade durch extreme Temperaturen zu beeinflussen sind, wissen wir ja aus den schönen Untersuchungen von O. Hartmann (vgl. S. 59 Anm. 2, S. 62 Anm. 3).

wickelnden Embryonen ausgeschlossen ist, es sich ohne Zweifel um ein tatsächliches Festgelegtsein der „neu" erscheinenden Eigenschaften im Keimplasma, also anscheinend um eine erbliche „Übertragung" handelt?

Eines ist allen den uns bekannt gewordenen und ihnen ähnlichen Beispielen gemeinsam: Es handelt sich in jedem Falle um sog. „Simultanreize" (Plate), d. h. um Reize, welche jeweils den Körper („Soma") und die Keimzellen der fraglichen Individuen zu beeinflussen vermögen. Die Koloradokäfer-Versuche Towers erweisen u. a. ja deutlich Möglichkeit und Tatsache einer derartigen Beeinflussung der Keimzellen durch die geänderten Bedingungen der Lebenslage (Temperatur, Feuchtigkeit, Luftdruck)[2]. Die erblichen Veränderungen bei den Nachkommen der selbst nicht mehr abgeänderten Käfer traten nur dann auf, wenn die Einwirkungen der veränderten Lebenslage während der Reifung eines Eisatzes stattfanden. Wurde der nächste Satz Eier unter normalen Umgebungsbedingungen ausgebildet, so blieben auch die ihnen entstammenden Tiere normal[1]).

Nach solchen Beobachtungen lag es außerordentlich nahe, das Wiederauftreten unter dem Einflusse geänderter Umgebungsbedingungen erworbener „somatischer" Abänderungen bei den unter normalen Verhältnissen gehaltenen Nachkommen auf dem Wege einer gleichzeitigen und gleichsinnigen Beeinflussung der Keimzellen **und** des „Somas", d. i. einer sog. **„Parallelinduktion"**, zu erklären, wie das tatsächlich seitens zahlreicher Forscher geschieht: die veränderte Lebenslage beeinflußte hiernach auf direktem oder indirektem Wege (Kälte-, Licht- und Feuchtigkeitswirkungen, Wirkungen geänderten Stoffwechsels) die Determinanten bestimmter Körperbezirke, was eine abweichende Gestaltung der betroffenen Teile des „Somas" zur Folge hätte; Hand in Hand damit ginge auf Grund derselben Einflüsse eine gleichartige Abänderung der gleichsinnigen Determinanten (oder sonstigen Erbträger) in den Keimzellen, was dann in einer entsprechend gleichartigen Abänderung der fraglichen Körperteile auch bei den unter normalen Verhältnissen gehaltenen Nachkommengenerationen in Erscheinung träte.

Bei den erblichen Abänderungen der aus Kälte- oder Hitze-Puppen stammenden Schmetterlinge handelte es sich also beispielsweise um eine gleichsinnige Umstimmung und Abänderung der die Flügelfärbung leitenden Substanzen im „Soma" (Schuppenbildungszellen) und der fraglichen speziellen Anlagen in den Keimzellen.

Naheliegender und verständlicher würde der Vorgang der „Parallel-Induktion" noch bei Vergegenwärtigung des Umstandes, daß es sich bei verschiedenen in den Versuchen erzielten „Neuerwerbungen" gar nicht um tatsächlich Neues handelt, sondern um die Entwicklung vermutlich normalerweise im Keimplasma und in den speziellen „Somazellen" zwar vorhandener, aber mangels entsprechender Lebenslagebedingungen bei der Entwicklung nicht zur Entfaltung kommender alter Anlagen und deren Wiedererweckung und Festlegung in den Keimzellen.

Die „Parallelinduktion" vermag somit für den, der an der Annahme selbständiger, körperlicher Eigenschaftsträger in den Keimzellen und der scharfen Trennung von Erbsubstanz, von „Keimplasma" und Körper„-Soma", festhalten zu können oder zu müssen glaubt, eine befriedigende Erklärung zu bieten für die **heute** bekannten, in anderer Weise nicht verständlichen Fälle angeblicher Vererbung der durch Beeinflussung der Gesamtorganisation der Lebewesen seitens der Umgebungsbedingungen gesetzten Veränderungen. Es liegen derzeit keinerlei einwandfreie Versuchsergebnisse vor, welche ein solches Wiederauftreten während des Einzellebens erworbener Eigenschaften bei den unter normalen Verhältnissen lebenden Nachkommen auf dem Wege einer somatischen Induktion, d. h. einer „Übermittelung" der somatisch erworbenen Veränderungen an das Keimplasma durch Vermittelung irgendwelcher organischer Leitungsbahnen, als besser verständlich oder wahrscheinlich erscheinen ließen.

---

[1]) Vgl. S. 71, S. 83, Anm. 4 S. 83.

Noch einfacher gestaltet sich, wie schon am Schlusse der Ausführungen über die erbliche Festlegung von „Instinkt-Variationen" dargetan wurde, die Deutung auch der unter 4. vorbesprochenen Erscheinungen für den, der sich die Denk- und Erklärungsweise der Genotypuslehre zu eigen gemacht hat: Es handelt sich, die Einwandfreiheit aller Versuchsergebnisse dieser Art immer vorausgesetzt, einfach um gleichsinnige oder gleichgerichtete **Mutationen:**

Die für die Reaktionsnorm der Ausgangsindividuen grundlegende genotypische Konstitution hat in den Keimzellen derselben durch die gleichen Einflüsse, welche die jeweils fragliche Modifikation erzeugten, eine gleichgerichtete Abänderung erfahren, die infolge des hierdurch gesetzten und vorgezeichneten Reaktionsablaufes auch unter normalen Verhältnissen die der fraglichen Modifikation gleiche Ausgestaltung der betreffenden Körperteile oder Körperfunktionen wieder in Erscheinung treten lassen.

Besondere Ausführungen seien hier noch

Kammerers Versuchen mit dem Feuersalamander

gewidmet, da sie in der neuesten Zeit von einzelnen Seiten mit Vorliebe als besonders vollwertige Belege, ja geradezu als der Beweis für die „Vererbung erworbener Eigenschaften" angeführt und ausgenutzt werden.

Einen solchen einwandfreien Beweis für das Vorkommen „somatischer Induktion" (S. 76 und 82) bilden aber auch diese äußerst interessanten und nach anderer Richtung hin wohl bedeutungsvollen Versuchsergebnisse Kammerers hinsichtlich der **Vererbung erzwungener Farbenabänderungen beim gefleckten Feuersalamander**[1]) (Salam. macul. Laur.) u. E. nicht.

Versuche.

Hält man unregelmäßig gefleckte junge Feuersalamander durch Jahre auf gelber Lehmerde, so tritt eine starke Vermehrung des gelben Farbstoffes in Erscheinung. Bei Zucht auf schwarzer Gartenerde kommt es umgekehrt zur Vermehrung des schwarzen Pigmentes.

Die Vergrößerung der vorhandenen gelben Flecken ist dabei abhängig von der gelben Farbe des Untergrundes, die Entstehung neuer Flecke aber von der Feuchtigkeit. Beide Vorgänge bedürfen der Einwirkung des Lichtes und erfahren durch Temperaturerhöhung eine Beschleunigung. Im Gegensatze zur Feuchtigkeit, die eine selbständige Wirkung ausübt, ist die Bodenfarbe nur bei sehenden Tieren von Einfluß.

Diese Beeinflussung durch die Außenbedingungen zeigte sich nach Kammerer auch an den Nachkommen, und zwar auch dann, wenn sie von Geburt an oder auch schon von der Zeit vor der Begattung der Eltern auf indifferentem oder entgegengesetzt gewähltem Boden aufgezogen und gehalten wurden.

Im Gegensatze zur Ausgangsgeneration, die nach Angabe trotz aller Vermehrung des gelben oder schwarzen Farbstoffes immer unregelmäßig gefleckt bleibt, zeigen die F_1-Tiere eine regelmäßige, doppelseitig symmetrische Anordnung der Flecken in zwei (bzw. einer) Längsreihe(n).

Bei gleicher Beeinflussung durch mehrere Generationen läßt sich die Veränderung des Farbenkleides stark steigern. Man kommt dann bei Haltung auf gelbem Lehmboden über Formen mit zwei durchgehenden Längsstreifen — ganz der im Freien vorkommenden Var. taeniata gleichend — schließlich zu fast rein gelben Individuen, umgekehrt bei Haltung auf schwarzer Erde zu gänzlich schwarzen Salamandern[2]).

---

[1]) P. Kammerer, Vererbung erzwungener Farbveränderungen. Das Farbkleid des Feuersalamanders in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Archiv für Entwicklungsmechanik 36 (1913). S. 4—193. Mit 15 Tafeln. Vgl. dazu u. a. die Referate „Über Vererbung erworbener Eigenschaften" von F. Baltzer; die Naturwissenschaften 2/46, 47. — V. Jollos, Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 12 (1914), 1. S. 67—71.

[2]) Dabei hatte Kammerer nach seiner Angabe für seine gelben Kulturen stets die dunkelsten, für seine schwarzen stets die viel gelbes Pigment zeigenden Tiere ausgewählt.

Es wird nun die Frage aufgeworfen, ob es sich hier wirklich um eine Veränderung des Genotyps, des Keimplasmas, handelt und, wenn ja, ob diese Veränderung als an Hand einer sog. „Parallelinduktion" (s. o. S. 85) (bzw. Parallelmutation, S. 86) erzielt zu denken ist, oder ob tatsächlich eine „somatische Induktion", eine wirkliche Übertragung einer somatisch erworbenen Eigenschaft an das Keimplasma, eine „Vererbung einer erworbenen Eigenschaft", vorliegt.

Zum Zwecke der Klärung dieser Fragen hat P. Kammerer Kreuzungsversuche[1]) und Eierstocksverpflanzungen (Transplantationen) mit daran schließenden Kreuzungen ausgeführt. Er benutzte hierzu vier Formen:

1. Die gefleckte (Natur-)Ausgangsform: Typica;
2. die natürliche Form mit gelben Längsstreifen: Var. taeniata;
3. die doppeltstreifige Kunstrasse (äußerlich gleich: Var. taeniata);
4. die mittelstreifige Kunstrasse (enstanden durch Aufzucht der Nachkommen vorwiegend schwarz gewordener Individuen auf gelbem Boden).

I. Kreuzungen:

a) Typica × Taeniata (Naturrassen)
F_1: Typica
F_2: —3 : 1.

b) Doppeltstreifige × Mittelstreifige (Kunstrassen)
F_1: Typica.

c) Taeniata × Mittelstreifige (Naturrasse × Kunstrasse)
F_1: Typica.

d) Taeniata × Doppeltstreifige (Naturrasse × Kunstrasse)
F_1: Taeniata.

e) Typica × Mittelstreifige (Naturrasse × Kunstrasse)
F_1: Intermediär (Einfachfleckreihig).

f) Typica × Doppeltstreifig (Naturrasse × Kunstrasse)
F_1: Intermediär (Zweifachfleckreihig).

Bei e) und f) trat auch in F_2 (zweite Generation) keine Spaltung auf; es zeigte sich aber eine von Wurf zu Wurf fortschreitende Störung in der Symmetrie der Fleckenanordnung, die (in der nächsten Generation) schließlich zur reinen Typicaform zurückführt.

II. Kreuzungen nach Ovarialtransplantationen:

1. Wenn als Tragamme eine der beiden Naturformen „Typica" oder „Taeniata" verwendet wurde, so ließ sich keine Beeinflussung des überpflanzten Ovars bzw. der von ihm gelieferten Keimzellen durch das Wirtstier feststellen.

Die Kreuzungen erzielten dieselben Ergebnisse wie zuvor (I), wenn man nur die Herkunft der Eierstöcke bzw. der Keimzellen berücksichtigte.

2. Anders verhält sich das Ergebnis, wenn ein Weibchen der doppeltstreifigen Kunstrasse als Tragamme fremde Eierstöcke trug: Hier war nach P. Kammerer eine deutliche Beeinflussung der Keimzellen des eingepflanzten Eierstockes durch das Wirtstier feststellbar:

a) Künstlich gestreifte Weibchen mit × Männchen der gestreiften Kunstrasse.
Eierstock von Typica:
F_1: Nachkommen sämtlich gestreift.
(Bei Ausschluß einer Beeinflussung durch die Tragamme wären nur zweifachfleckreihige zu erwarten gewesen.)

b) Künstlich gestreifte Weibchen mit × Männchen von Taeniata.
Eierstock von Typica:
F_1: von 120 Nachkommen:
106 gestreift (teils unterbrochen),
14 fleckreihig.
(Bei Ausschluß einer Beeinflussung durch die Tragamme wären ausschließlich Typica zu erwarten gewesen.)

[1]) Zum Verständnis der Kreuzungsergebnisse und ihrer Deutung ist die Vertrautheit mit den „Mendelschen Regeln" erforderlich; es wird somit zweckmäßig für den Leser sein, sich die Kenntnis dieser Regeln erforderlichenfalles erst aus dem Folgenden anzueignen, ehe er an die Deutung dieser (S. 87/89) erwähnten Kammererschen Versuche geht.

c) Künstlich gestreifte Weibchen mit × Männchen von Typica.
Eierstock von Typica:
F_1: von 119 Nachkommen:
91 mit (meist etwas verschobenen) Fleckreihen,
28 Typica.
(Bei Ausschluß einer Beeinflussung durch die Tragamme wären nur Typica zu erwarten gewesen.)

Deutung der Versuchsergebnisse.

Diesen Ausfall der Versuche deutet nun P. Kammerer dahin, daß tatsächlich eine den äußeren (somatischen, den „phänotypischen") Veränderungen entsprechende Abänderung der Erbanlagen in den Keimzellen stattgefunden hätte. Und zwar wiesen die Ergebnisse der Kreuzungen nach den Eierstocksverpflanzungen zwingend dahin, daß es sich nicht um eine direkte Beeinflussung der Keimzellen durch die (gleichzeitig die äußeren Veränderungen hervorrufenden) Umgebungsbedingungen handle, also um eine sog. „Parallelinduktion" (bzw. Parallelmutation), sondern um eine „somatische Induktion", um eine Vererbung erworbener Eigenschaften, im strengen und eigentlichen Sinne des Wortes. (Vgl. S. 76.)

Es wurden nun verschiedentlich sehr beachtenswerte Einwände gegen die Kammererschen Versuche bzw. gegen ihre Deutung in oben bezeichneter Richtung gemacht:

Vor allem wurde im allgemeinen bezweifelt, ob eine in der Färbung so sehr variable Form[1]), bei der auch der persönlichen Deutung ein so großer Spielraum gelassen sei, zum Nachweise der Vererbung „erworbener Eigenschaften" überhaupt geeignet erscheine, ebenso wie die Wahl von Farbcharakteren, über deren Entstehung bzw. Ausbildungsursachen noch so wenig geklärte und verschiedene Anschauungen herrschen.

Gegen die Deutung der Versuche selbst wird, so auch zum Beispiel von Baltzer, eingewendet, daß man sich auf Grund der in den Originalveröffentlichungen der Versuche wiedergegebenen Abbildungen ein sicheres persönliches Urteil gerade hinsichtlich der durch die angenommene „somatische Induktion" entstandenen Färbungen nicht bilden könne, da nur ein einziges der zahlreichen Tiere, welche die angeblich somatisch induzierte Gelbstreifung aufweisen, dargestellt sei. Bei diesem Individuum stünden aber die Flecken in zwei deutlichen Reihen, was man unter Umständen auch nach den vorliegenden Abbildungen bei „typisch gefleckten" Tieren finde. Hiernach sei die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen, daß die reihenweise Anordnung der Flecken nicht durch Induktion entstanden, sondern von den „typisch" gefleckten Eltern übernommen wurde. Die zu dem Transplantationsmaterial gehörigen Eltern sind nicht abgebildet.

Läßt man aber auch diese doch recht schwerwiegenden Einwürfe vollständig beiseite und nimmt die Versuchsergebnisse, wie sie geboten, so widerlegen diese selbst die von Kammerer gegebene Deutung:

Die Haupt- und Grundfrage, ob durch die Beeinflussung der Tiere seitens der Umgebungsbedingungen (Bodenfarbe, Feuchtigkeit, Temperatur) eine mit den somatischen Veränderungen gleichsinnige Abänderung des Keimplasmas, gleichviel auf welchem Wege, bewirkt wurde, wird durch die Versuche glatt **verneint:**

Bei den Kreuzungen I. e) f) der natürlichen Ausgangsform Typica mit den beiden Kunstrassen erschienen zwar in F_1 intermediäre (Zwischenstufen), d. h. fleckreihige Tiere, in der zweiten Generation (F_2) trat aber eine von Wurf zu Wurf allmählich zunehmende Annäherung an die Typica-Färbung in Erscheinung, so daß es in den nächsten Generationen zu einem vollständigen Rückschlag auf die Stammform Typica kommt. Damit ist aber doch ohne jeden Zweifel erwiesen, daß eben **keine Veränderung der Erbanlagen** vorgelegen haben kann, daß es sich bei den äußeren Veränderungen nur um Modifikationen (Somationen) handelte.

Damit sind aber auch die Kreuzungen
I. b) doppeltstreifig × mittelstreifig (Kunstrassen)
F_1: Typica
und I. c) Taeniata × mittelstreifig (Naturrasse × Kunstrasse)
F_1: Typica

---

[1]) „Es existieren gewiß keine zwei Exemplare, die ganz gleich gezeichnet sind." Die Modifikabilität von fast rein Schwarz bis fast rein Gelb ist eine kennzeichnende Eigenschaft des Feuersalamanders.

voll verständlich. Beide Kunstrassen sind eben genotypisch: Typica; typ. ist dominant über taen. (vgl. S. 87, I. Kreuzungen a), und so konnten beide Kreuzungen nur Typica ergeben.

Die Veränderungen aber, welche auch an den von der Empfängnis der Eltern ab oder von Geburt an den bestimmenden Außenbedingungen entzogenen Nachkommen künstlich abgeänderter Salamander beobachtet wurden, können demnach nur als sog. **„Nachwirkungen“** (S. 84) (Beeinflussung der Keimzellen durch die umgebenden Bedingungen schon in der Reifeperiode vor der Brunst) gedeutet werden.

Auf solche „Nachwirkungen“ ist auch die intermediäre Färbung der F_1-Tiere in den Kreuzungen I. e) f) (— Typica × Kunstrassen —) sowie das Ergebnis lauter gestreifter Individuen in F_1 aus Kreuzung I. d) (— Taeniata × Doppeltstreifige Kunstrasse —) zurückzuführen. Auch in letztgenannter Kreuzung hätten in späteren Generationen, von denen Kammerer nicht berichtet, wieder allmählich mehr und mehr Typica-Individuen auftreten müssen (entsprechend der einfachen Kreuzung I. a) typ × taen., da die doppeltstreifige Kunstrasse genotypisch typica ist und typ. über taen. dominant).

Auch die Beeinflussung der überpflanzten Ovarien könnte, falls die diesbezüglichen Versuchsergebnisse Kammerers sich überhaupt bestätigen, nur auf solchen „Nachwirkungen“ beruhen (da ja nach den Ergebnissen der Kreuzungen I. e) f) in F_2 tatsächlich gar keine gedachte dauernde Abänderung der Keimzellen vom Soma aus zutage tritt).

Die Feststellung von **Nachwirkungen so weitgehender Art,** — bei denen die die äußeren Veränderungen der Tragammen bestimmenden Umgebungsbedingungen bzw. die offenbar zeitweilig durch sie gesetzten Veränderungen im Körperstoffwechsel bei höheren Tieren so intensiv nachzuwirken vermögen, daß auch noch die Keimzellen eingepflanzter Eierstöcke unmittelbar beeinflußt werden, — **wären** aber dann **das eigentliche** und nicht zuletzt für den Tierzüchter **bedeutsame Ergebnis** dieser interessanten Versuche.

Mit der Feststellung der künstlich erzielten Veränderungen der Tiere als Modifikationen (Somationen) fallen aber auch die übrigen aus den Ergebnissen dieser Versuche gezogenen Schlüsse über das grundverschiedene Verhalten der künstlichen und der natürlichen gestreiften Rasse bei der Vererbung, über das Entstehen intermediärer Bildungen bei der Vererbung erworbener Eigenschaften, über das Zustandekommen „somatischer Induktion“, d. h. einer Vererbung erworbener Eigenschaften nur bei neuen Veränderungen, u. ä. wieder zu weiteren Schlußfolgerungen benutzte Feststellungen.

Im übrigen ist eine Nachprüfung der ja viel angefochtenen Versuchsergebnisse Kammerers in letzter Zeit von Herbst[1]) begonnen worden:

Herbsts Ergebnisse weichen, soweit die Nachprüfung sich bis jetzt erstreckt, erheblich von denen Kammerers ab. Aus den Befunden Herbsts ergibt sich u. a. vor allem, daß im Gegensatze zu Kammerers Annahme von der Beeinflussungsmöglichkeit auch erwachsener Salamander nach dem Larvenleben[2]) keine Vermehrung der Zahl der gelben Flecke in gelber

[1]) Abhandlung der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Mathem.-Naturw.-Klasse, 7. Abhandlung, 1919. Vgl. dazu auch das Referat von P. Dürken-Göttingen: Der Einfluß der Umgebung auf die Zeichnung des Feuersalamanders, Naturw. 1919, H. 51, S. 981/983. Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie d. W. 1919, Naturw. 8 (1920), S. 138/139.

[2]) Die erzielte Beeinflussung der Zeichnung der Salamanderlarven wird in Anknüpfung an einen Befund Bábáks bei Axolotllarven in folgender Weise erklärt: In heller, gelber und weißer Umgebung werden die schwarzen Chromatophoren (farbtragende Zellen) zusammengezogen und dadurch an der Ausbildung und Vermehrung gehemmt, während die gelben Farbzellen ausgedehnt sind und so die Vorbedingung für eine Vermehrung besitzen. In schwarzer Umgebung dehnen sich die schwarzen Chromatophoren aus, und so wird die stärkere Entwicklung des Schwarz verständlich. Die Vermehrung der hellen Chromatophoren, die auf schwarzem Untergrund meist nicht so stark kontrahiert sind, als die schwarzen auf heller Umgebung, scheint noch von anderen Faktoren mit beherrscht zu werden.

Übrigens liegen die gelben Farbzellen im Bindegewebe, die schwarzen in der darüber befindlichen Epidermis. Wenn deshalb die gelben Flecken, welche bei Einwirkung auf gelber Umgebung vermehrt werden, sichtbar werden sollen, so

Umgebung mehr stattfindet. Bei Weiterhaltung der verwandelten jungen Salamander in gelber bzw. schwarzer Umgebung wurde nicht nur in schwarzer, sondern auch in gelber Umgebung ein erheblicher Rückgang der gelben Flecken im Nachlarvenleben beobachtet, ja es konnte sogar in manchen Fällen in schwarzer Umgebung Verschmelzung von gelben Flecken, ja selbst die Entstehung neuer gelber Flecke festgestellt werden. H. arbeitete allerdings nur mit der gestreiften Varietät, während K. gleichzeitig auch die unregelmäßig gefleckte Varietät benutzte; dann ist auch das Versuchsmaterial ungleicher Herkunft. Ein entwicklungs-physiologisch verschiedenes Verhalten ist deshalb nicht ausgeschlossen und den weiteren Ergebnissen der Herbstschen Versuche wird man mit großem Interesse entgegensehen müssen. Eine Stütze der Kammererschen Versuche bieten sie bis heute gewiß nicht. Aber selbst, wenn diese in vollem Umfange bestätigt würden, was nach dem bisherigen Verlaufe kaum zu erwarten ist, so würde dadurch doch an der von uns dargelegten durchaus irrtümlichen Deutung derselben nichts geändert.

c) Vererbung erworbener Eigenschaften und Züchtung.

Nicht selten hat man nun, und das interessiert uns für die praktische Züchtung ganz besonders, die Sache so darzustellen versucht, als ob einerseits die Tatsache der Vererbung erworbener Eigenschaften auf dem Wege „somatischer Induktion“ durch die Züchtungspraxis längst erwiesen und zum anderen eine solche Vererbung „erworbener Eigenschaften“ in der von uns gegebenen Fassung des Begriffes (S. 74 u. a. O.) Grundbedingung jeden Fortschrittes in der Tierzüchtung sei.

Keine der beiden Anschauungen ist irgendwie zutreffend.

Ersterenfalles handelt es sich um willkürliche und mißverständliche Deutungen bei der Züchtung in Erscheinung tretender Tatsachen. Abgesehen davon, daß bei unseren Haustieren, wie bei allen getrenntgeschlechtlichen Individuen, zum mindesten hinsichtlich individueller Eigenschaften, andauernd Neukombinationen bei der Befruchtung zustande kommen und damit fortwährend mehr oder minder erhebliche, schwer kontrollierbare Schwankungen und Veränderungen in der Vererbungsgrundlage bzw. Vererbungsrichtung bestimmter Merkmale und Eigenschaften entstehen, spricht man in der Regel die in der Geschlechterfolge zur Beobachtung gelangenden gleichen Wirkungen gleicher bedingender Verhältnisse auf annähernd gleiche Erbanlagen[1]) ohne weiteres als Ausdruck der „Vererbung“ an: Die durchschnittliche Erzielung von „Plusvarianten“, d. h. die generationsweise vorteilhafte Ausbildung besonders geschätzter Merkmale und Eigenschaften an der Hand entsprechend gleichheitlicher natürlicher Umgebungsbedingungen, gleichheitlicher Aufzucht, Ernährung, Haltung und Übung bei einigermaßen gleich veranlagten Tieren deutet man als Vererbung[2]). Zumal dann, wenn

muß erst eine Entpigmentierung (Entfärbung) der Epidermis von Schwarz erfolgen, die offenbar von den gelben Flecken bzw. Farbzellen des Bindegewebes ausgeht. Nebenbei bemerkt, ein sehr interessanter Fall von formativer Reizwirkung!

[1]) Also die durch gleiche Ursachen bedingten gleichen „Modifikationen“ (Somationen).

[2]) Und begeht dabei eine grobe Selbsttäuschung.

auch unter einigermaßen ungünstigeren natürlichen und wirtschaftlichen Verhältnissen diese vorteilhafte Ausbildung bestimmter Eigenschaften zunächst durch eine oder zwei Generationen, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, anhält. Man läßt in letzterer Beziehung vollkommen das Bestehen der **„Nachwirkungen“** außer Betracht, wie sie auch und gerade bei unseren Haustieren in Gestalt der Beeinflussung des sich entwickelnden Embryos und vor allem der Keimzellen auf dem Wege des Stoffwechsels sehr gut denkbar sind und auch sicher bestehen. Die allgemeine Lebenslage beeinflußt die Art des Stoffumsatzes der Individuen innerhalb der durch die überkommenen Erbanlagen gesetzten Grenzen; eine Änderung der den gesamten Stoffumsatz beeinflussenden Lebenslagefaktoren wird somit zweifellos auch seine Wirkung auf Art und Abstimmung des Stoffwechsels der ja in den allgemeinen Stoffkreislauf des Körpers eingeschalteten Keimzellen ausüben. So wird beispielsweise eine zumal durch mehr oder weniger zahlreiche Generationen auf Grund geänderter natürlicher und wirtschaftlicher Lebenslagefaktoren einsetzende und wirksame intensive Ernährungsweise unter Umständen vielleicht schon auf Art und Menge des in den Keimzellen, im besonderen im Ei, niedergelegten, für die ersten Entwicklungstadien der befruchteten Keimzelle bedeutsamen Nährmateriales, zweifellos aber auf die Allgemeinrichtung des Stoffwechsels auch in den Fortpflanzungszellen Einfluß ausüben und damit schon für die erste Entwicklung des befruchteten Eies, aber auch für die Richtung und Intensität des Stoffumsatzes der ihm entstammenden Zellenfolge bzw. des Nachkommenindividuums von erheblicher Bedeutung sein und hierdurch an diesem auch unter einigermaßen geänderter Lebenslage eine „Vererbung“ vortäuschende Nachwirkung auszulösen vermögen. Je mehr natürlich die der befruchteten Keimzelle, womöglich von beiden Eltern her, eigene Stoffwechselrichtung durch sie ursprünglich bedingende, gleiche und ähnliche Lebenslagefaktoren bei der Entwicklung des Nachkommenindividuums noch Unterstützung findet, desto günstiger wird der „Reaktionsablauf“ sich gestalten, desto vollkommener wird innerhalb der gebotenen Grenzen die „Nachwirkung“ sein, desto eher wird sogar noch die eine oder andere Eigenschaft in den folgenden Generationen eine Steigerung erfahren können und erfahren. Gerade auf diesem Wege wird man sich wohl nicht zum geringsten Teile die oft so außerordentliche Steigerung[1]) entstanden denken müssen, welche die verschiedensten Rassen, Schläge und Zuchtstämme nach Seite bestimmter, rein physiologischer, hauptsächlich durch Art und Ablauf des Stoffumsatzes im Körper mitbedingter Eigenschaften innerhalb verhältnismäßig kurzer Zeitabschnitte erfahren haben, ebenso wie das mehr oder weniger vollkommene Nachhalten gerade solcher Eigenschaften wie der Schnellwüchsigkeit, Frühreife, Mastfähigkeit usw.

[1]) Es spricht natürlich auch die erbliche Veranlagung, besonders auch die zwar innerhalb bestimmter Grenzen selbst wieder beeinflußbare, Art und Intensität des Stoffwechsels mitbedingende, erbliche (durchschnittliche) Zellgröße bzw. Zellkerngröße und die dadurch bedingte Kern-Plasma-Relation der betreffenden Art, Rasse usw. mit.

auch unter ungünstigeren Verhältnissen durch eine oder ein paar Generationen. Alles das aber ohne Änderung der Erbgrundlagen, der genotypischen Konstitution. Nur der durch sie bedingte „Reaktionsverlauf" ist ein für die Züchter günstigerer.

Zweifellos ist aber bei unseren Haustieren durch Beeinflussung der Gesamtorganisation seitens der allgemeinen Lebenslage unter bestimmten Umständen auch die Möglichkeit gleichzeitiger und gleichsinniger Beeinflussung bestimmter Körperteile und -Funktionen und der Keimzellen zuzugeben, so daß in dieser Weise tatsächlich eine erbliche Festlegung erstmals am elterlichen Körper zur Anschauung gekommener Erscheinungen stattzufinden vermöchte; aber ohne daß deshalb von den fraglichen Körperteilen her kaum vorstellbare Einwirkungen auf die Keimzellen auf dem Wege irgendwie gearteter organischer Leitungsbahnen Platz zu greifen brauchen. Solche gleichsinnige Beeinflussung der Keimzellen bzw. ihrer genotypischen Konstitution, ihrer Erbanlagebeschaffenheit, solche den fraglichen phänotypischen Erscheinungen gleichgerichtete Mutationsauslösung unter der Einwirkung der gesamten Lebenslage auch bei unseren Haustieren, ist, — ebenso wie das Vorkommen erblicher Abänderungen der Anlagen in den Keimzellen durch die Lebenslage ohne gleichzeitige Bewirkung „somatischer" Veränderungen, — um so besser erklärbar, als ja gerade extreme, künstlich geschaffene Lebensbedingungen sich im Experimente als besonders geeignet erwiesen haben zur Erzielung erblicher Abänderungen; im besonderen unsere Haustiere aber sehr häufig in ausgedehntem Maße ganz außergewöhnlichen, künstlich geschaffenen Lebensbedingungen sich anzupassen gezwungen sind.

Ohne die oben erwähnten Nachwirkungen, besonders bei der Gestaltung physiologischer Eigenschaften, einerseits und ein teilweises Vorkommen der Auslösung gleichgerichteter Mutationen[1]) andererseits, „die eine Abänderung des Keimplasmas in einer den durch die künstliche Beeinflußung der Lebenslage seitens des Züchters bewirkten Anpassungserscheinungen am Tierkörper gleichgerichteten Weise"[2]) ermöglichen, wäre wohl die Erstellung und Entwicklung unserer modernen Kulturrassen in den verhältnismäßig so kurzen, für ihre Neuformung und Ausbildung zur Verfügung stehenden Zeiträumen nicht zu denken.

In solcher Auffassung finden sich wohl auch bis zu gewissem Grade die so scharf gegensätzlichen und vielfach recht entbehrlicher- und mißverständlicherweise erhitzten Geister in der Frage der „Vererbung erworbener Eigenschaften":

Schaltet man die Möglichkeit einer Vererbung durch rein mechanische Bewirkung hervorgerufener Veränderungen (S. 79) und der

[1]) Die Anhänger scharfer Trennung von Körper („Soma") und Keimplasma erklären diese durch „Parallelinduktion" (S. 85), d. h. gleichzeitige und gleichsinnige Beeinflussung der betreffenden Körperteile und der angenommenen, selbständigen körperlichen Vererbungsträger (Determinanten) im „Keimplasma".

[2]) Vgl. Kronacher, Züchtungsbiologie, S. 307 u. ff.

Funktionsanpassungen (S. 81/82) aus, für deren Bestehen bisher auch nicht der geringste Anhaltspunkt aus der experimentellen Forschung sich gewinnen ließ, und vermeidet auf diese Weise, Hoffnungen im Züchter zu erwecken, die sich wohl nie erfüllen können, so handelt es sich hinsichtlich der durch die Einwirkung der allgemeinen Lebenslage verursachten Abänderungen beim ganzen Streite tatsächlich nur um Meinungsverschiedenheiten über den **Weg**, auf dem unter den genannten Einflüssen zutage getretene „somatische" Eigenschaften auch bei den in normaler Lebenslage befindlichen Nachkommen wieder in Erscheinung zu treten vermögen: Der eine denkt an eine wirkliche „Übertragung", an eine Festlegung in den Keimzellen auf dem Wege organischer Leitungsbahnen, und läßt damit natürlich grundsätzlich auch die Möglichkeit einer Übertragung von mechanischen Bewirkungen und Funktionsanpassungen offen; für den anderen handelt es sich um das Ergebnis einer gleichzeitigen, gleichgerichteten Beeinflussung des Körpers bei seiner Ausgestaltung und der Keimzellen bzw. ihrer Erbanlagen [1]), um eine Mutationsauslösung. Soweit also Beeinflussungen durch die allgemeine Lebenslage in Betracht kommen, ist das Endergebnis beider hier gedachter Vorgänge das gleiche, nur die Wege sind verschieden. Wer deshalb ein Wiedererscheinen solcher somatischer Abänderungen bei den Nachkommen auf Grund einer Mutationsauslösung [2]) als eine „Vererbung erworbener Eigenschaften" bezeichnen will, der mag es tun; er muß sich nur dessen bewußt bleiben, daß er dann diesen Ausdruck für einen **ganz anderen** Vorgang gebraucht, als ihn die Anhänger einer „Vererbung erworbener Eigenschaften" in des Begriffes enger und klarster Fassung (S. 74) im allgemeinen darunter verstehen. Ob dieses gleichen Enderfolges, den (gleichgerichtete) Mutation und „somatische Induktion", wenigstens hinsichtlich der durch die allgemeine Lebenslage bewirkten Abänderungen, offen lassen, hat man den Streit, ob man nur bei somatischer Induktion oder in beiden Fällen von einer „Vererbung erworbener Eigenschaften" sprechen darf, als einen Streit um Worte bezeichnet. Man vergißt dabei aber doch zu sehr, daß es sich hier um **grundsätzlich** weit **verschiedene** Erklärungsweisen und Annahmen handelt, die dem Züchter sehr ungleich begrenzte Möglichkeiten für seine Tätigkeit offen lassen. Und um andauernd mißverständliche Auffassungen bei den Züchtern zu vermeiden, ist es doch sicher das Zweckmäßigste, bei einer klaren Fassung des Begriffes „Vererbung erworbener Eigenschaften" zu bleiben und von solcher nur zu sprechen, insofern damit die für den Züchter ja so weitgehende Aussichten eröffnende Vorstellung einer „somatischen Induktion" verbunden ist. Viele erwarten noch mit Zuversicht den Tag, an dem experimentelle Ergebnisse uns an diesen von den Züchtern so leichthin und gerne als selbstverständlich angenommenen Vorgang

[1]) Ihrer „genotypischen Konstitution" und der durch sie bedingten Reaktionsnorm.

[2]) Oder wie die Anhänger der W.schen Determinantentheorie nach ihrer Vorstellungsweise sagen, einer „Parallelinduktion".

zu glauben zwingen und uns unter Umständen sogar eine bewußte Beeinflussung der Keimzellen von dem unter dem Einflusse der Lebenslage und der Übung abgeänderten „Soma“ aus in den Bereich der Möglichkeit rücken. Es wäre sicher der bedeutsamste Tag für die Tierzucht! Bis dahin ist es aber für den Züchter sehr rätlich, mit weniger unbegrenzten Möglichkeiten und mit dem nach dem derzeitigen Stande der Forschung Wahrscheinlichen und Erreichbaren zu rechnen[1]), um so mehr, als er sich damit nicht allein zahlreiche Enttäuschungen erspart, sondern auch die heute offen erscheinenden Wege den Züchter vollkommen zum gewünschten Ziele führen!

Denn es ist **keineswegs** richtig, — um auch kurz auf die **zweite** der häufig gehörten Behauptungen einzugehen, — daß eine Vererbung von Neuerwerbungen oder, besser gesagt, von Modifikationen aller möglichen Art auf dem Wege „somatischer Induktion“ unentbehrliche Grundbedingung des Erfolges und Fortschrittes in der Züchtung sei. Der Mittel, unseren Haustieren eine den Wünschen und Nutzungsabsichten des Züchters entsprechende vorteilhafte Gestaltung zu geben, sind auch ohnedem genügend vorhanden: Zunächst bietet eine systematische **Zuchtwahl** bei der großen Zahl an sich vorhandener erblicher Rassen- und vor allem auch individueller Eigenschaften durch Isolierung und, wie wir später noch hören werden, erstlich auch Kombinierung derselben weitgehende Möglichkeiten und Mannigfaltigkeiten für den Fortschritt in der Züchtung. Zahl und Art der erblichen Eigenschaften erfahren aber unter Umständen nach unseren früheren Darlegungen jeweils noch eine, für den Züchter allerdings durchaus nicht immer erkennbare und vor allem nicht vorausbestimmbare Vermehrung durch die mehr oder minder erheblichen Veränderungen, die das Keimplasma, die genotypische Konstitution, im Bestande der „Erbeinheiten“ unter der Einwirkung der Lebenslage erleidet; dabei können im besonderen Falle die im Keimplasma unter dem Einflusse der allgemeinen Lebenslage gesetzten Veränderungen (Mutationen) sich ja auch in gleicher Richtung mit den durch dieselben Ursachen veranlaßten, vom Züchter bevorzugten „somatischen“

[1]) Es kann unseres Erachtens durchaus nicht, wie Goldschmidt einmal meint, als Ausdruck unbiologischen, schematischen Denkens gelten, wenn man, solange nicht der mindeste einwandfrei zu deutende Beweis für das Gegenteil vorliegt, die Möglichkeit der Beeinflussung der Keimzellen bzw. des Keimplasmas vom „Soma“ (Körper) aus ablehnt und dadurch die Erweckung falscher Vorstellungen und vermutlich nicht erfüllbarer, aber auch entbehrlicher Hoffnungen beim Züchter vermeidet. Zumal umgekehrt eine den körperlichen oder funktionellen Veränderungen gleichgerichtete Beeinflussung der Erbanlagen auf dem Wege geänderten Zellstoffwechsels infolge der besonderen Umgebungsbedingungen, das Vorkommen gleichgerichteter Mutationen (S. 86), einwandfrei beobachtet ist und eine viel zwanglosere Erklärung und Auffassung der Vorgänge bietet. Jedenfalls leistet derjenige, der auf dem Boden des jeweiligen Standes der bestbegründeten wissenschaftlichen Erkenntnisse stehen bleibt und auch noch so wünschenswerte, aber vorläufig durchaus unbeweisbare Annahmen ablehnt, der Praxis den besseren Dienst. Besonders dann, wenn auch auf Grund einigermaßen begründeter Begriffsbildung erfolgreiche praktische Arbeit durchaus gesichert erscheint.

Erscheinungen (Modifikationen) bewegen (s. S. 90, Anm. 1 S. 92). Leider kennen wir bis heute noch keinerlei Weg, bewußt bestimmt gerichtete Veränderungen der genotypischen Konstitution, solche Mutationen, womöglich gleichgerichtet mit den am Körper in Erscheinung tretenden Abweichungen von der durchschnittlichen Beschaffenheit hervorzurufen.

Ein ebenso weites Feld wie die Zuchtwahl gewährt dem Züchter aber auch die **Ausgestaltung der** als Erbgut überkommenen **Anlagen** seiner Zuchttiere auf dem Wege der Aufzucht, Haltung, Fütterung und Übung, wobei es, wie wir schon erfahren haben (S. 81/82), für die Erhaltung einer entsprechenden Anpassungsfähigkeit unserer Tiere nach verschiedenen Richtungen nur von Vorteil ist, daß Funktionsanpassungen als nicht übertragbar erscheinen und damit eine einseitige, ja im Laufe der Generationen immer noch einseitiger sich gestaltende Neigung und Vorbestimmung für ganz bestimmte Leistungen vermieden wird. In der Ausgestaltung speziell der physiologischen Eigenschaften in der Folge der Generationen wird der Züchter aber noch in vorteilhafter Weise unterstützt durch die an der Hand gleichgerichteter natürlicher und künstlich geschaffener Lebensbedingungen — innerhalb der durch die Veranlagung festgelegten Grenzen — auftretenden Nachwirkungen, kraft deren zum mindesten die Förderung einer bestimmten Stoffwechselrichtung bei den einzelnen Rassen und Zuchten eine mehr oder weniger weitgehende Unterstützung erfährt. Man sieht: der Züchter darbt **auch ohne** das Bestehen einer „somatischen Induktion" **nicht** an Mitteln für eine erfolgreiche Gestaltung der Züchtung; ja, das Fehlen einer „Übertragbarkeit" individueller „Neuerwerbungen" bzw. Modifikationen nach Art der Funktionsanpassungen u. Ä. auf die Keimzellen läßt dem Züchter, so vorteilhaft und bequem ein solcher Vererbungsmodus auch oft augenblicklich für seine Zwecke wäre, sogar eine gewisse wünschenswerte Beweglichkeit in der Ausgestaltung der Zuchten für die verschiedensten Zwecke innerhalb bestimmter Grenzen offen.

Der Züchter darf nur **Eines** nie vergessen, was so gerne vergessen wird: daß Zuchtwahl und Vererbung nur einen gemessenen Teil der Mittel zum Erfolge in der Züchtung darstellen, daß die Grenzen der Möglichkeit in der Ausgestaltung der einzelnen Formen und Eigenschaften der Tiere auf Grund der Erbanlagen vielfach aber sehr weit gezogen sind[1]) und es nur in seiner Hand liegt, durch entsprechende Gestaltung der Lebenslage der Tiere vom Tage der Geburt an die in den überkommenen Anlagen begründeten Möglichkeiten zu wecken. Dann wird er sich gerne auch mit den Aussichten, die ihm die Zuchtwahl nach den im heutigen Stande der Forschung bestbegründeten Annahmen zu bieten vermag, zufrieden geben und sich dadurch außerdem noch manche, willkürlichen Erwartungen entspringende Enttäuschungen ersparen.

---

[1]) Daß die Modifikationsbreite an Hand der durch die genotypische Konstitution bedingten „Reaktionsnorm" vielfach eine sehr große ist.

3. Die Vererbung bei Bastardierung.

A. Paarung innerhalb derselben Art: Kreuzung.

I. Mendelsche Vererbungsregeln.

Mendel und seine Versuche.

Nach den uns bekannt gewordenen Untersuchungen Johannsens u. a. (vgl. S. 29 u. a. O.) setzen sich auch hinsichtlich bestimmter erblicher Eigenschaften scheinbar geschlossene systematische Einheiten aus einer mehr oder minder großen Zahl kleinster, endgültiger Untereinheiten, „reiner Linien“, „Elementararten“, Stämme usw. zusammen. Die Großzahl der Organismen und im besonderen die den Tierzüchter interessierenden Gruppen pflanzen sich nun durch Fremdbefruchtung fort; es gelangen zumeist Individuen verschiedener solcher Endeinheiten zur Paarung, es entstehen „Kreuzungen“, oder, wie der moderne Botaniker und Zoologe kurzhin die Produkte der Vereinigung irgendwie genotypisch verschiedener (nicht identischer) Keimzellen bezeichnet, „Bastarde“. In der praktischen Tierzucht ist es, wie hier gleich bemerkt sein mag, zweckmäßig, den Ausdruck „Bastard“ ein für allemal nur für die aus der Paarung von Angehörigen verschiedener „Arten“ hervorgegangenen Individuen zu gebrauchen.

Das Verhalten der abweichenden Merkmale bei der Fremdbefruchtung bzw. im Kreuzungsprodukte und in der Folge der Generationen hat als erster der Augustinerpater und spätere Abt Gregor **Mendel** in weitgehender Weise geklärt, der 1858 ausgedehnte Pflanzenversuche im Brünner „Königs“-Klostergarten anstellte. Die Wiederentdeckung und Bestätigung seiner in den Abhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn vom Jahre 1865 (bzw. 1869)[1]) niedergelegten Forschungsergebnisse[2]) durch H. de Vries, C. Correns und E. v. Tschermak (1900) wurde die Grundlage und der Ausgangspunkt jener umfangreichen Forschungsrichtung in der modernen experimentellen Vererbungslehre, die wir gemeinhin mit dem Namen „Mendelismus“ zu bezeichnen gewohnt sind.

Als Untersuchungsmaterial hatte Mendel zu solchen Versuchen aus verschiedenen Gründen sehr geeignete Erbsen-Sorten gewählt, die sich nach den verschiedensten Richtungen (Farbe und Größe der Blüten, Größe und Gestalt der Samen, Färbung der Samenschale, Länge und Färbung des Stengels usw. usw.) unterschieden und in einer zweijährigen Prüfung als konstant bezüglich der unterscheidenden „Merkmale“ erwiesen.

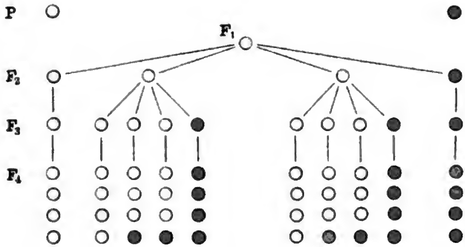
Betrachten wir uns einige der Mendelschen Versuche und ihre Ergebnisse:

Mendel folgte bei seinen Versuchen drei Richtlinien: Er erstrebte zahlenmäßige Feststellung der Variationsverhältnisse, — strenge

[1]) Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieracium-Bastarde.

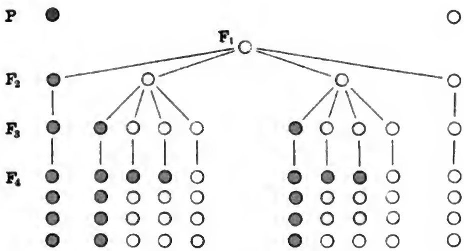
[2]) Versuche über „Pflanzen-Hybriden“. Zu Zwecken des Studiums der Originalveröffentlichung Mendels möchte ich dringend auf die von E. v. Tschermak in Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften besorgte Ausgabe (Nr. 121) verweisen. Leipzig (W. Engelmann) 1911 (2. Aufl.).

A



Schema der Mendelschen Vererbung für den sog. Pisumtyp mit vollkommener Dominanz des einen Merkmales in F_1

B



Schema der Mendelschen Vererbung für den sog. Zeatyp mit intermediärer F_1-Generation

Verlag von Paul Parey in Berlin SW. Hedemannstr.

Scheidung der einzelnen Generationen, und endlich gesonderte Betrachtung jedes einzelnen Charakters oder „Merkmales" der fraglichen Organismen.

Daß er nur von versuchsmäßig als konstant d. h. „homozygot" (S. 29) erwiesenen Individuen ausging, wurde oben schon erwähnt.

a.

Verschiedenheit in einem „Merkmalspaare"[1]),
d. h. Abweichung zweier Homozygoten in einem Punkt: Einfach heterozygoter Bastard.

Paarte Mendel grünsamige und gelbsamige Erbsen, so ergaben sich in der 1. (Tochter-)Generation, der sog. F_1-Generation, ausnahmslos gelbsamige Pflanzen. Diese F_1-Generation war also einförmig („uniform"), und zwar war das Grün anscheinend verschwunden; es verhielt sich **„rezessiv"** gegenüber dem herrschenden, dem **„dominanten"** Gelb (s. u. Anm. 1). Wurde die F_1-Generation nun der Selbstbefruchtung überlassen, so traten in der 2. (Tochter-)Generation, der sog. F_2-Generation, neben gelbsamigen Pflanzen auch wieder grünsamige auf, es fand also eine **„Spaltung"** statt, und zwar im Verhältnis 3 (gelb) : 1 (grün)[2]). Nur bei einer von je vier Pflanzen kam also in F_2 das „rezessive" Merkmal „Grün" jeweils wieder zum Vorschein (Taf. I, A).

Überließ man nun weiter die Individuen der F_2-Generation der Selbstbefruchtung, so ergaben die grünsamigen Pflanzen in F_3 und allen folgenden Generationen ausschließlich grüne Samen, d. h. grünsamige Pflanzen; von den je drei gelbsamigen Pflanzen der F_2-Generation züchtete nur eine ($^1/_3$) in F_3 und allen weiteren Generationen rein, d. h. ergab nur gelbe Samen bzw. gelbsamige Pflanzen, während zwei ($^2/_3$) in F_3 wieder im Verhältnis von 3 : 1 (gelb zu grün) aufspalteten (Taf. I, A).

In gleicher Weise wie die Samenfarben verhielten sich auch eine Reihe anderer von Mendel untersuchter Merkmale bzw. „Merkmalspaare" bei den Erbsen.

Verschiedenheit in zwei „Merkmalspaaren",
d. h. Abweichung zweier Homozygoten in zwei Punkten: Doppelt heterozygoter Bastard.

Bei Kreuzung von in **zwei** „Merkmalspaaren" unterschiedenen Erbsensorten, zum Beispiel von Erbsen mit gelben-runden bzw.

[1]) S. 34, Anm. 2. Die Lehre von den „Merkmalspaaren" hat man heute aufgegeben, desgleichen auch die Auffassung, daß Einzeleigenschaften bzw. deren Repräsentanten in der Keimzelle gewissermaßen als „Einheiten" bei den Spaltungen auftreten. Man faßt nach der Genotypuslehre heute die Eigenschaften bzw. die Eigenschaftsdarsteller als Reaktionen auf, und die Tatsache der „Dominanz" (s. o.) einer Eigenschaft in der ersten Bastard-(F_1-)Generation wird also, worauf auch Johannsen hinweist, bedeuten, daß die betreffende Reaktion deutlich in Erscheinung treten kann, selbst wo die ihr zugrunde liegende Eigentümlichkeit der genotypischen Konstitution (der genotypische Faktor, das „Gen") nur heterozygot vorhanden ist, d. h. nur von einer Seite der befruchteten Keimzelle bei der Befruchtung zugeführt wurde.

[2]) 6022 gelb : 2001 grün.

grünen-kantigen Samen wiesen die F_1-Individuen gelbe-runde Samen (also beide „dominante" Merkmale) auf; in F_2 dagegen erschienen[1]) Pflanzen mit runden-gelben (315), **kantigen-gelben** (101), **runden-grünen** (108) und kantigen-grünen (32) Samen im Verhältnis von 9:3:3:1. Auch hier kamen also die beiden „rezessiven Eigenschaften" „grün" und „kantig" in F_2 wieder zum Vorschein. Das Zahlenverhältnis **9 : 3 : 3 : 1** stellt eine Kombination des uns von dem Versuch mit einem „Merkmalspaare" her (gelb-grün) bekannten Verhältnisses 3 : 1 dar[2]). Jedes der beiden beobachteten Merkmalspaare (gelb-grün und rund-kantig), d. h. die jedem „Merkmal" zugrunde liegende „Eigentümlichkeit der genotypischen Konstitution", jedes „Gen", folgte somit offensichtlich **selbständig** derselben Gesetzmäßigkeit (3 : 1), wie wir sie für nur ein „Merkmalspaar" (gelb-grün) oben schon kennen gelernt haben.

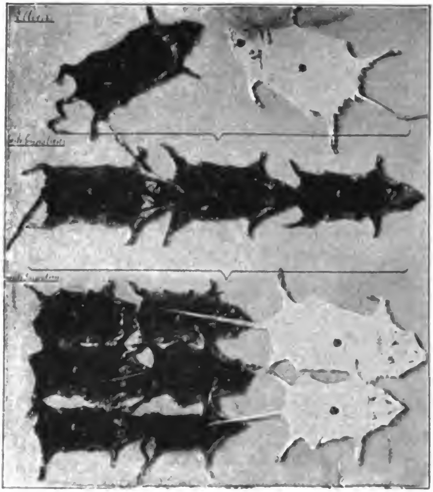


Fig. 39. „Pisumtyp" der Mendelschen Vererbung bei Kreuzung einer schwarzen und einer weißen Maus. (Aus Plate, Vererbungslehre.)

Das Ergebnis der Mendelschen Versuche fand in zahlreichen Nachprüfungen nicht allein an Pflanzen, sondern auch an kleineren Tieren, Schmetterlingen, Käfern, Schnecken, Seidenraupen, Ameisen, Meerschweinchen, Hühnern usw. Bestätigung, so daß an dem Bestehen der bei diesen Forschungen zutage getretenen Gesetzmäßigkeit hinsichtlich der Spaltung der Merkmale in F_2 keinerlei Zweifel bestehen kann.

Ein **Beispiel** des sog. Pisumtyps[3]) — mit vollkommener Dominanz des einen Merkmales in F_1 — **aus dem Tierreiche** zeigt vorstehende Abbildung (Fig. 39).

[1]) Von 15 Pflanzen. Vgl. „Versuche mit Pflanzenhybriden". Leipzig 1911. S. 18.

[2]) Man kombiniert die Glieder des Verhältnisses 3 : 1 — unter einmaliger Anwendung aller nach den Wahrscheinlichkeitsregeln möglichen Fälle — durch Multiplikation mit sich selbst (3 × 3, — 3 × 1, — 1 × 3, — 1 × 1).

[3]) Weil von Mendel zuerst bei der **Erbse** festgestellt.

b.

Die neueren Untersuchungen ergaben **noch einen anderen Modus** des Verhaltens der F_1-Individuen bzw. scheinbar auch der Aufspaltung in F_2, den wir zunächst noch betrachten wollen:

So paarte C. Correns die rotblühende und die weißblühende Art der Wunderblume (Mirabilis Jalapa alba und rosea) und erhielt eine F_1-Generation, welche ihrer Färbung nach die Mitte hielt zwischen den Elternformen: sie war rosarot **(„intermediär“)**. In F_2 erfolgte Spaltung in Rot : Rosa : Weiß im Verhältnis 1 : 2 : 1, also versteckt (1 + 2) : 1, das bekannte Verhältnis 3 (rot) : 1 (weiß), wobei die roten und die weißen Individuen in F_3 und den folgenden Generationen rein (rot bzw. weiß) weiterzüchteten, die rosafarbenen dagegen wieder aufspalteten: Rot : Rosa : Weiß im Verhältnis 1 : 2 : 1 (Tafel I, b).

Ein **Beispiel** dieses sog. „Zeatyps“ — so genannt, weil auch für die Körner gewisser Maissorten (blau × gelb = F_1 : violett) zutreffend — **aus dem Tierreiche** zeigt Figur 40a—c und 40d[1]) bei **Schweinen.**

Auffallend bei diesem Typ ist, wie schon unser Beispiel zeigt, die starke Variabilität der „intermediären“ Tiere[2]) in F_1 und F_2, die nicht die Mitte zwischen den elterlichen Eigenschaften einhalten, sondern bald mehr nach der einen, bald mehr nach der anderen Seite zuneigen, aber nie ganz die elterliche (bzw. großelterliche) Eigenschaft erreichen. Diese starke Variabilität der intermediären Individuen in F_1 und F_2 ist auch von anderen Tierbeispielen her bekannt, ebenso von Pflanzen, und wird nach jetziger Annahme als teilweise durch die äußeren Verhältnisse, teilweise durch den Einfluß der jeweils vorhandenen übrigen „Gene“[3]) veranlaßt gedacht (Einfluß bei der Kreuzung neugebildeter Eigenschaftskombinationen — Nilßon-Ehle).

In einzelnen Fällen ist der intermediäre Typ deshalb schwer zu erkennen, weil die intermediären Individuen sich nur durch unscheinbare Zeichen von den dominanten Eltern unterscheiden. So sind beispielsweise F_1-Hühner aus der Paarung von weißen und braunen Italienern weiß, besitzen aber immer einige gefärbte Federn („krypto“-intermediärer Typ nach L. Plate).

---

[1]) Der Fall ist unseren eigen veranstalteten **Vererbungsversuchen mit Schweinen** entnommen, deren hier einschlägiger Teil seinerzeit durch die Opferwilligkeit und das Entgegenkommen des Herrn Rittergutsbesitzers O. Rauhenzahner in Düllstadt ermöglicht wurde. Eingehendere, durch den Krieg und seine Folgezustände bisher leider immer noch verzögerte Veröffentlichungen über diese und andere Versuche werden an anderer, geeigneter Stelle erscheinen.

Die Zahlenübereinstimmung kann natürlich bei so kleinen Zahlen keine vollkommene sein, wiewohl der Zufall auch nach unseren Beobachtungen selbst bei sehr kleinem Material häufig merkwürdig genau arbeitet und durchaus den Wahrscheinlichkeitsgesetzen entsprechende Ergebnisse liefert (vgl. z. B. Fig. 41 d). D. V.

[2]) Der Heterozygoten“, vgl. S. 34 u. a. O.

[3]) Unter Umständen sind auch die konkurrierenden „Gene“ selbst variabel (L. Plate).



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 40a. **P. Vater:** Cornwalleber Nr. 30: **Schwarz.**



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 40b. **P. Mutter:** Edelschweinsau Nr. 2: **Weiß**[1].

F_1 = Ferkel (Fig. 40b): **Blaugrau.** Es waren 11 Ferkel:

3 weiß, mit etwas Blau;
1 weiß, mit ganz wenig Blau;
7 im Vorderteil in der Hauptsache weiß, hinten blau; 5 davon deutlich gestreift.

Von diesen Ferkeln wurde u. a. ein Sauferkel RD 15 und ein Eberferkel RD 13: blaugrau (mit weißem Sattel, Kopf und Beinen) ausgewählt und gepaart. Nachstehendes Bild zeigt den ersten Wurf (F_2):



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 40c.

F_2 (Fig. 40c): **Schwarz:** 1. **Weiß:** 2; bei einem ein ganz kleines blaues Hautfleckchen mit weißen Haaren darauf, wie sie auch sonst beim Edelschwein vorkommen. **Blaugrau:** 5.

Fig. 40d zeigt ein gutes Bild intermediären Typs in F_1 aus denselben Versuchen[2]. Es stellt Cornwallsau Nr. 31 vor mit einem Wurf (9), von Edelschweineber Nr. 3. Die Ferkel sind alle blaugrau.



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 40d.

[1]) Erscheint, da zurück in der Ecke stehend, etwas grau.
[2]) Bei „reziproker" Kreuzung (vgl. S. 122, Anm. 5).

c.

In besonderen Fällen treten, wie wir noch hören werden, in F_1 auch neue Formen, sog. **Kreuzungsnova** (vgl. S. 116, Fig. 46) zutage.

Die Mendelschen Vererbungserscheinungen und ihre Erklärung.

Wenden wir uns nun den bei den Forschungen Mendels und seiner heute so zahlreichen Versuchsnachfolger beobachteten **Vererbungserscheinungen und ihrer Erklärung** zu:

a) Zunächst erschienen in den besprochenen und zahlreichen anderen Versuchen die F_1-Individuen in bezug auf die Gestaltung des der Beobachtung unterstellten Merkmals alle gleich, was zur Aufstellung der Regel von der „Gleichheit“ der F_1-„Bastarde“, zur sog. „Uniformitätsregel“ Veranlassung gegeben hat, die jedoch, wie wir sahen (Fig. 40 b, c, d), schon für die intermediären F_1-Individuen, aber auch sonst nicht durchweg zutrifft (vgl. unvollkommene Dominanz, S. 104).

b) Die zweite der aus den Versuchen abgeleiteten Regeln ist die **Spaltungsregel,** nach der, wie wir sahen, die aus der Elterngeneration (P_1)[1] in die Kreuzung (F_1)[2] eingebrachten und dort teilweise oder ganz verschwundenen Merkmale (zum Beispiel grün bei den Erbsen, weiß und rot bei Mirabilis Jal.) in F_2 in einem bestimmten Zahlenverhältnisse wieder abspalten.

c) Eine **Erklärung** dieser regelmäßigen Spaltungserscheinungen wird möglich an der Hand der Annahme, daß jeder Hybrid, jedes Kreuzungsindividuum, nur zweierlei Arten von Geschlechtszellen bildet: 50% väterliche und 50% mütterliche, und zwar männliche wie weibliche, — also an Hand der grundlegenden Annahme von der **Reinheit der Gameten**[3] (der Keimzellen). Es kommt in den Keimzellen der F_1-Individuen zu einer Trennung der „Gene“, der „Repräsentanten“ der bei der Kreuzung in F_1 vereinigten korrespondierenden Merkmale, so daß zum Beispiel die eine Hälfte der Keimzellen (männliche und weibliche) nur „Gelb“, die andere nur „Grün“ enthält.

Hiernach bildeten zum Beispiel die aus Vereinigung von G[4] (Gelb) und g[4] (Grün) hervorgegangenen Erbsenkreuzungen (F_1) nur Keimzellen, welche enthielten:

G (männlich und weiblich) oder g (männlich und weiblich),
(nicht aber G g)!

Die nach den Wahrscheinlichkeitsgesetzen in gleicher Zahl möglichen und zu erwartenden Kombinationen dieser Keimzellen wären dann:

---

[1]) = Parentalgeneration.
[2]) = Filialgeneration.
[3]) Die Theorie von der „Reinheit der Gameten“ ist verschiedentlich angefochten worden, doch sind bis heute keine Fälle bekannt geworden, die hinreichend begründete Veranlassung sein konnten, von dieser erprobten, die Spaltungserscheinungen in einfacher Weise erklärenden Hypothese abzugehen.
[4]) Die **dominante** Eigenschaft (hier gelb) bezeichnet man mit einem **großen,** die **rezessive** mit einem **kleinen Anfangsbuchstaben.**

3 Gelb	GG — Gelb;	**homozygote,** d. h. aus der Vereinigung zweier in bezug auf die einschlägige Merkmalsanlage gleichartiger Keimzellen hervorgegangene Individuen.
	Gg — Gelb;	**heterozygote,** d. h. aus der Vereinigung zweier in bezug auf die einschlägige Merkmalsanlage ungleichartiger Keimzellen hervorgegangene Individuen.
	gG — Gelb;	**heterozygot.**
1 Grün	gg — grün;	**homozygot.**

Die Richtigkeit der Annahme bezüglich der Beschaffenheit der Geschlechtszellen „spaltender" Kreuzungsindividuen findet im übrigen ihre Bestätigung auch durch die **Rückkreuzung** der F_1-Individuen mit den Eltern:

Nach unserer Annahme liefert zum Beispiel ein Mirabilis Jalap. ros. × alba = Hybrid 50 % Eizellen R (nur Rot übertragend) und 50 % Eizellen r (nur Weiß übertragend). Erfolgt nun eine Bestäubung mit Pollen einer nur Weiß übertragenden Pflanze (rr), dann werden 50 % Rr, blaßrote, weiter spaltende Pflanzen und 50 % rr, weiße, konstante Individuen zur Entstehung gelangen.

Derartige Rückkreuzungsversuche sind in großer Zahl unternommen worden und haben in ihren Ergebnissen den rechnungsgemäßen Voraussetzungen entsprochen.

Ein Beispiel aus dem Tierreiche, und zwar wieder der **Schweinezucht** entnommen, mag auch hier Platz finden (Fig. 41)[1].

d) Stellen die F_1-Individuen hinsichtlich des geprüften Merkmales eine Vermischung der Charaktere beider Eltern dar, so spricht man, wie schon oben angedeutet wurde, von **intermediären** Hybriden.

Hierher zählen auch die sog. **Mosaik**bastarde, bei denen die elterlichen Eigenschaften in F_1 nicht in einer Mischung nach Art einer Zwischenform, sondern nebeneinander auftreten.

So ergibt zum Beispiel eine Kreuzung konstant schmutzig-weiß-schwarzfleckiger **Andalusier**-Hühner mit konstant schwarzen bei den F_1-Individuen einen äußerst feinen Mosaik von schwarz und weiß, der unserem Auge als blau[2] in Erscheinung tritt.

Beim Auftreten **intermediärer** Typen bei der Kreuzung sind natürlich die inkonstanten **(heterozygot veranlagten),** spaltenden Formen in F_2 und den folgenden Generationen ohne weiteres **zu erkennen.**

Nicht aber trifft letzteres **dort** zu, **wo** in F_1 alle Individuen hinsichtlich eines bestimmten Merkmals dem einen Elter vollkommen gleichen, also vollständige **Dominanz** herrscht, — ein Fall, wie er, nebenbei bemerkt, auch im Tierreiche und im besonderen bei den Haustierkreuzungen häufig zur Beobachtung gelangt[3]). Hier wird dann natürlich nur ein Drittel der mit dem dominanten Merkmal aus-

[1]) Die Bilder entstammen unseren eigen veranstalteten, seitens der Tierzuchtabteilung Weihenstephan durchgeführten **Vererbungsversuchen** mit Schweinen.
Der Verfasser.

[2]) Die blauen Tiere unter sich gepaart spalten wieder auf: in 1 (weiß-schwarzfleckig) : 2 (blau) : 1 (schwarz).

[3]) Zum Beispiel bei der Kreuzung Edelschwein × halbrotes Landschwein (s. o. Fig. 40 c). Hier „dominiert" in F_1 Weiß vollständig. Dann beispielsweise meist auch



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 41 a. **P. Vater:** Edelschweineber. **Weiß.**



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 41 b. **P. Mutter: Halbrotes** Bayerisches Landschwein Nr. 2.



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 41 c. F_1: Eber Nr. 8: Sohn von Nr. 2 und dem Edelschweineber. — Die Ferkel des Wurfes waren alle **weiß;** Weiß ist hier stets vollkommen dominant[1]).



Orig.-Aufn. d. Verf.



Orig.-Aufn. d. Verf.

Fig. 41 d. **Rückkreuzung** von Sau Nr. 2 mit ihrem Sohne Nr. 8: 8 **Ferkel: 4 weiß, 4 pigmentiert** (halbrot).

bei der Kreuzung von Harzer Rotvieh (Bullen) mit schwarzbuntem Niederungsvieh (Kühen); hier dominiert Schwarz, in der Regel auch die Einfarbigkeit (mit Ausnahme vereinzelt zur Anschauung kommender weißer Flecke vor oder auf dem Euter, wie sie bei Rotvieh sonst auch vorkommen). Die Hornbildung ist dagegen, um das nebenbei zu bemerken, meist intermediär (Fig. 42).

[1]) Aus diesem Ausfall des Versuches ist, um das hier bloß nebenbei zu bemerken, noch nicht zu schließen, daß die Spaltung aus der Kreuzung Halbr. B.

gestatteten F_2-Individuen rein züchten, während die übrigen zwei Drittel wieder im Verhältnis 3 : 1 weiter spalten (vgl. S. 97).

Diese **Dominanz** ist jedoch durchaus nicht immer vollständig: Es kommen auch Fälle **unvollständiger** Dominanz vor, wobei sich in F_1 das dominante Merkmal abgeschwächt zeigt oder neben dominanten auch in geringerer Zahl mit dem rezessiven Merkmale ausgestattete Individuen auftreten[1]). Außerdem ist **fluktuierende** (Schwankungen in der Beschaffenheit des dominanten Merkmales) und **wechselnde** Dominanz (die Dominanz wechselt während des individuellen Lebens[2]) beobachtet, oder die Dominanz erscheint an ein bestimmtes Geschlecht gebunden: **geschlechtsabhängige Vererbung** (s. u.



Fig. 42. F_1-Tiere aus der Kreuzung von Harzer Rotvieh und schwarzbuntem Niederungsvieh (vgl. Anm. 3, S. 102/103).

S. 124 ff.); auch mit intermediärer Vererbung zusammen vermag die Dominanz nach den Geschlechtern getrennt vorzukommen.

Man wollte früher eine bestimmte allgemeine Gültigkeit der Dominanzerscheinungen annehmen und eine sog. „Dominanzregel“ aufstellen. Von einer Gesetzmäßigkeit bei der Erscheinung

L.-S. ♂ oder ♀ × E. Schw. ♀ oder ♂ bezüglich des Halbrot in der Folge auch vollkommen den Erwartungen entspricht. Es erscheint hier in der Folge auch Schwarz in der Spaltung. Eine Tatsache, auf die wir bei s. z. ausgedehnterer Besprechung der Versuche an geeignetem Orte näher eingehen werden. Der Verfasser.

[1]) F_1 kann eine Reihe von Individuen zwischen den beiden elterlichen Merkmalen bilden. In F_2 ergibt sich das gleiche Bild, zumal ja hier auch die beiden Elternformen wieder auftreten.

Derartige Beispiele unvollkommener Dominanz sind besonders aus Hühnerrassenkreuzungen bekannt geworden.

Eine voll ausreichende Erklärung für die Erscheinung fehlt bis heute.

[2]) Veränderung des Merkmales mit dem Älterwerden der Individuen.

der von heute noch unbekannten äußeren und inneren Einflüssen abhängigen Dominanz kann jedenfalls keine Rede sein. Jedenfalls dürfte die Dominanzerscheinung **nicht die** Bedeutung für die Beurteilung des alternativen (Mendelschen) Vererbungsmodus besitzen, die ihr längere Zeit beigemessen wurde. Das **Wesentliche** ist und bleibt die **Erscheinung der gesetzmäßigen Spaltung** (S. 101, b).

e) Die neuzeitliche Erblichkeitsforschung arbeitet, wie wir schon früher wiederholt erfahren haben (Johannsen, de Vries) an der Hand der Versuchsergebnisse nach Art der Mendelschen mit dem Begriffe der **Erbeinheiten** (Faktoren, Gene, Erbanlagen, Bestimmer, unit characters usw.)[1]. Jeder Organismus ist das Ergebnis einer Summe solcher in der befruchteten Keimzelle vorhandenen Erbeinheiten, „Gene", welche zusammen die „genotypische Konstitution" des Organismus ausmachen, den vererbbaren Merkmalen und Eigenschaften zugrunde liegen und in der Generationsfolge den Spaltungsgesetzen unterworfen sind. Über die Natur dieser Erbeinheiten, der Faktoren, ist bis heute irgendwie Sicheres nach keiner Richtung bekannt. Ein Teil der Forscher denkt sich dieselben als geformte, als „substantielle" Bestandteile (Chromatinteilchen usw.) der Keimzellen, ein anderer als Enzyme. Alle Aufstellungen entbehren hier noch der ausreichenden Grundlagen.

Jedenfalls aber sprechen die Erfahrungen, die man fortschreitend bei der „Eigenschaftsanalyse" an Hand von Kreuzungsversuchen mit den verschiedensten Pflanzen und Tieren für die allerverschiedensten „Eigenschaften" gewonnen hat, dafür, sich von einer rein morphologischen Vorstellungsweise des Vererbungsvorganges abzuwenden, vielmehr an einer physiologischen Auffassung der Vererbung und ihrer Grundlagen, wie sie neuestens nach dem Vorgange W. Johannsens immer mehr Platz greift, festzuhalten: Die gesamten „Eigenschaften" des Körpers als Reaktionen der in der befruchteten Keimzelle niedergelegten „genotypischen Konstitution" (nach der durch sie bedingten Reaktionsnorm) auf die Einwirkung der umgebenden Lebensverhältnisse zu betrachten (vgl. S. 61 ff).

Die „Einzeleigenschaften" bzw. deren „Repräsentanten" in den Keimzellen stellen nach den heutigen Erfahrungen nicht selbständige und freie kombinierbare „Einheiten" des Organismus dar. In zahlreichen Fällen kommt eine „Einzeleigenschaft", eine „Reaktion", nur durch Zusammenwirken einer kleineren oder größeren Anzahl von Faktoren zustande; umgekehrt nimmt nicht selten ein und derselbe Faktor Einfluß auf die Ausbildung mehrerer Merkmale und Eigenschaften. Bei „Eigenschaften", die nur in Erscheinung treten können,

---

[1] Man unterscheidet Konditional-, Erregungs-, Transmutations-, Verteilungs-, Intensitäts-, Hemmungsfaktoren (Plate).

Dabei ist, worauf mit Recht auch W. Johannsen hinweist, bei solchen mit den äußerlichen Erscheinungen in Beziehung stehenden Benennungen der Faktoren nicht zu vergessen, daß es immer nur ganz relativ ist, welcher Faktor bei einer „Reaktion", die zur Verwirklichung einer „Eigenschaft" führt, als der wesentliche anzusehen ist; ein und derselbe Faktor mag dabei auch in sehr vielen anderen Reaktionen, d. h. bei der Verwirklichung vieler anderer „Eigenschaften" mitwirken, es ist uns meist nur nicht bekannt. (S. o. S. 105/106).

falls mehrere selbständige, trennbare genotypische Faktoren in der befruchteten Keimzelle zusammentreffen, handelt es sich gewissermaßen um „Konstruktionen“, um „Synthesen“. Aber auch „Eigenschaften“, die nur durch eine genotypische Besonderheit, durch ein „Gen“ bedingt erscheinen, sind als „synthetische“ Erscheinungen und nicht als „Einheiten“ aufzufassen, insofern eben ihre Verwirklichung zum Ende doch durch die genotypische Gesamtkonstitution der befruchteten Keimzelle bedingt wird. Von Beschaffenheit und Art des Zusammenwirkens der dort vereinigten Gene hängt die ganze Reaktionsnorm des jeweils fraglichen Organismus ab und damit die Realisationsmöglichkeit auch der durch eine besondere genotypische Eigentümlichkeit bedingten „Eigenschaft“, deren Ausbildung ja weiter auch noch von der Gesamtlebenslage abhängig erscheint. So sind mit Recht alle Eigenschaften eines gegebenen Organismus als „Manifestationen“ (W. Johannsen), als Ausdruck seiner genotypischen Gesamtkonstitution aufzufassen.

Im nachfolgenden seien die beiden Haupterklärungsweisen für das Zustandekommen der „Dominanz“ und der „Rezessivität“ der einzelnen Merkmale bzw. für das Zustandekommen der bei der alternativen Vererbung am Körper durch die „Eigenschaften“ sich bietenden Erscheinungen an Hand der „Faktoren“-Hypothese wiedergegeben.

Für die Betrachtung des Verhaltens der einzelnen Merkmale bei der Vererbung hat Mendel seinerzeit angenommen, daß je zwei einander entsprechende abweichende „Merkmale“ ein ungleichartiges **„Merkmalspaar“** bilden (vgl. S. 34, Anm. 2; S. 97). Die in einem Paar sich gegenüberstehenden („antagonistischen“) Merkmalsanlagen werden nach Bateson als „Allelomorphe“ (Paarlinge) bezeichnet. Ein und dieselbe Keimzelle vermag — neben den zahlreichen anderen Erbanlagen — immer nur einen der beiden einem Paare zugehörigen Faktoren zu enthalten und zu übermitteln. (S. 101, c.)

Bateson und zahlreiche andere Vererbungsforscher vertreten die sog. **Presence-Absence-Theorie** (Anwesenheits-Abwesenheits-Th.), nach der das homozygot-dominante Merkmal durch Vereinigung zweier gleicher Erbeinheiten („Gene“) von Vater- und Mutterseite bei der Befruchtung entsteht (AA), das rezessive aber auf dem **Fehlen** dieser Erbeinheiten („Gene“) beruht (aa).

Vereinigen sich bei der Befruchtung eine Keimzelle (Gamete) mit und eine ohne den fraglichen Faktor, so bedingt das den heterozygoten Zustand (der äußerlich natürlich dominant oder intermediär erscheinen kann).

Diese Hypothese [1]) hängt selbstredend mit einer hohen Einschätzung der Dominanzerscheinungen zusammen.

Die Presence-Absence-Theorie bietet eine ungezwungene Erklärung der Spaltungserscheinungen und erstlich auch der Fälle, in denen der rezessive Zustand durch das Fehlen eines Merkmales gekennzeichnet ist. Wohl erklärbar sind auch die Fälle, in denen der rezessive Zustand einen positiven, der dominante

[1]) Sie wird im besonderen von jenen Forschern vertreten, welche die Spaltungserscheinungen in Zusammenhang und Einklang mit den bei der Reduktionsteilung vor sich gehenden Chromosomenbewegungen zu bringen suchen.

einen negativen Charakter hat, durch Annahme eines Hemmungsfaktors; wenn Hornlosigkeit über Gehörntsein dominiert, so hebt eben der Hemmungsfaktor (H) die Wirkung des Hornfaktors auf: CH (ungehörnt) $\rangle$[1]) Ch (gehörnt). Auch wenn ein positiver Zustand sich dominant über einen anderen positiven erweist, bietet hierfür die „Epistase" [die Fähigkeit eines Faktors, einen anderen zu verdecken; vgl. f) S. 115] ausreichende Erklärung.

Dieser Theorie gegenüber, die man mit vereinzelten Beobachtungen in Widerspruch glaubt, steht eine zweite von einer Anzahl von Forschern vertretene Annahme, daß beide Eigenschaften eines Merkmalspaares, also auch die rezessive, auf dem **Vorhandensein** eines bestimmten „Etwas", bestimmter Faktoren, beruhen: es ist die sog. **„Grundfaktor-Supplement-Theorie"** L. Plates:

Man fand Schwierigkeiten darin, das plötzliche Verschwinden eines Faktors innerhalb einer homozygot-dominanten Rasse und das Auftreten rezessiver Individuen (sog. „Verlustmutationen") an Hand der Presence-Absence-Theorie zu verstehen, vor allem auch das Entstehen des dominanten Zustandes aus dem rezessiven zu erklären, ebenso wie die vereinzelt beobachtete Tatsache des „Valenzwechsels": d. h. nach L. Plate jeden nicht auf Spaltung beruhenden Übergang von DD (homoz. dom.), DR (heterozyg.) oder RR (rezess.) in einen anderen Zustand: zum Beispiel das Erscheinen des dominanten Merkmales im Alter, den regelmäßigen Farbenwechsel nordischer Tiere u. ä.

Plate nimmt deshalb an, daß der dominante und rezessive Zustand auf verschiedener Wirkung desselben Gens beruhen und deshalb unter Umständen in demselben Organismus alternieren können. Rezessiv wäre der ursprüngliche Zustand, beruhend auf einem Grundfaktor, aus dem durch Hinzutritt eines Supplementes (von vermutlich enzymartigem Charakter) das höhere, dominante Merkmal ausgelöst würde. Die Spaltungen begännen mit dem Auftreten des Enzyms, wodurch der Gegensatz zwischen rezessivem und dominantem Merkmal geschaffen würde. Enzyme können auch in inaktiver Form auftreten und dann als wirkungslos den Grundfaktor begleiten. Wird das Enzym infolge irgendwelcher Stoffwechselveränderungen aktiv, so verwandelt es den rezessiven Zustand in den dominanten, sobald durch neue Wachstumsvorgänge hierzu Gelegenheit geboten wird:

Rezessiv wäre also[2]) GG(SS), — Dominant GGSS, — Heterozygot GGS(S). Der rezessive Zustand beruhte sonach auf einem Grundfaktor und träte äußerlich entweder als bestimmtes Merkmal hervor, erzeugt durch den Grundfaktor, oder rein negativ als Fehlen jenes Merkmales, wenn die Wirkung des Grundfaktors durch irgendwelche Einflüsse aufgehoben wird. Daneben kann ein inaktives Supplement vorhanden sein oder auch fehlen. Tritt durch irgendeine Stoffwechselveränderung ein aktives Supplement neu auf, oder geht ein inaktives in den aktiven Zustand über, so erscheint äußerlich das dominante Merkmal, das meist eine höhere Stufe als der rezessive Charakter darstellt. Vielfach kann das Supplement auch hemmend wirken und die rezessive Eigenschaft rückbilden oder auch aufheben. Im heterozygoten Zustande wirkt ein dominantes und ein rezessives Gen zusammen.

Da die Supplemente durch Änderung des Stoffwechsels aus dem aktiven Zustande in den inaktiven übergehen können und umgekehrt, so ist theoretisch immer die Möglichkeit gegeben, daß sich das dominante Merkmal in das rezessive verwandelt und umgekehrt, sobald die Fähigkeit zur Bildung des betreffenden Supplementes einmal erworben ist.

Nach der Grundfaktor-Supplement-Theorie werden also die verschiedenen Fälle ebensogut erklärt wie nach der Presence-Absence-Theorie und gleichzeitig die Erscheinungen des Dominanzwechsels verständlich gemacht. Schwer verständlich bleibt hier nur der heterozygote Zustand GGS(S), da man annehmen muß, daß das aktive und inaktive Supplement (Enzym) sich auf verschiedene Gameten verteilen (vielleicht, weil das aktive Supplement sich mit dem Grundfaktor chemisch vereinigt). [Nach L. Plate[3]).]

Von besonderer Bedeutung ist die aus den zahlreichen Versuchen erhellende Tatsache, daß die einzelnen Faktoren[4]), die „Gene",

---

[1]) Zeichen für „dominant".

[2]) G = Grundfaktor; S = Supplement; (S) = inaktives Supplement.

[3]) Vererbungslehre. S. 399/406.

[4]) Unter besonderen Umständen auch einmal Komplexe von festverkoppelten Erbeinheiten, sog. „biologische Radikale" (Plate) beim sog. „Generationswechsel".

bei der Verteilung auf die Geschlechtszellen im allgemeinen unabhängig voneinander sind: **die Selbständigkeit der Merkmale** bzw. der Merkmalsanlagen, der Faktoren.

Erinnern wir uns an den Mendelschen Versuch der Kreuzung einer konstant gelben = runden mit einer konstant grünen = kantigen Erbsenart, wobei die Merkmale „Gelb" und „Rund" sich dominant erwiesen; die schematische Darstellung ergibt folgendes Bild:

P. GR (Gelb, Rund) × gr (Grün, Kantig)

F_1 : GgRr (Gelb = Rund).

Die — nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit in ungefähr gleicher Zahl gebildeten — möglichen Keimzellen sind:

GR, Gr, gR, gr.

Diese 4 Kategorien weiblicher Geschlechtszellen ergeben mit den 4 Kategorien männlicher Geschlechtszellen 16 verschiedene Kombinationen:

1.	2.	3.	4.
GR × GR	Gr × GR	gR × GR	gr × GR
GR × Gr	Gr × Gr	gR × Gr	gr × Gr
GR × gR	Gr × gR	gR × gR	gr × gR
GR × gr	Gr × gr	gR × gr	gr × gr

d. s. in F_2

1 GG RR Gelb Rund	2 GG Rr Gelb Rund	3 Gg RR Gelb Rund	4 Gg Rr Gelb Rund
5 GG rR Gelb Rund	6 GG rr Gelb Kantig	7 Gg rR Gelb Rund	8 Gg rr Gelb Kantig
9 gG RR Gelb Rund	10 gG Rr Gelb Rund	11 gg RR Grün Rund	12 gg Rr Grün Rund
13 gG rR Gelb Rund	14 gG rr Gelb Kantig	15 gg rR Grün Rund	16 gg rr Grün Kantig

Also:

9 {
1 Rund-Gelb (homozygot; Nr. 1);
2 „ „ (homozygot in Gelb, heterozygot in Rund; Nr. 2, 5);
2 „ „ (homozygot in Rund, heterozygot in Gelb; Nr. 3, 9);
4 „ „ (heterozygot in Gelb und in Rund; Nr. 4, 7, 10, 13).

3 {
1 Kantig-Gelb (homozygot; Nr. 6);
2 „ „ (homozygot in Kantig, heterozygot in Gelb; Nr. 8, 14).

3 {
1 Rund-Grün (homozygot; Nr. 11);
2 „ „ (homozygot in Grün, heterozygot in Rund; Nr. 12, 15).

1 1 Kantig-Grün (homozygot; Nr. 16).

Das von Mendel und anderen Forschern (Correns, Tschermak, Bateson, Hurst, Lock) im Versuch erhaltene Ergebnis entspricht vollkommen den nach obiger Darstellungsweise erhaltenen Voraussetzungen.

Die Selbständigkeit, mit der die den äußeren Merkmalen zugrunde liegenden Faktoren sich bei der Verteilung auf die einzelnen Ge-

schlechtszellen verhalten, läßt in unserem Beispiele in F_2 nicht allein die Elternformen „Rund-Gelb" und „Kantig-Grün", teilweise in beiden Eigenschaften homozygot (Nr. 1 und 16), wieder in Erscheinung treten, sondern führt auch durch Kombination zur Bildung neuer Typen, in denen bisher auf zwei verschiedene Arten verteilte Merkmale vereint auftreten: „Kantig-Gelb" und „Rund-Grün", und zwar erscheinen diese neuen Typen unter den 16 möglichen Kombinationen je einmal (6 und 11) als in beiden Merkmalen homozygot, d. h. als **neue reinzüchtende Formen.**

Diese nach den Spaltungsgesetzen gebotene Möglichkeit bewußter Schaffung konstanter, neuer, d. h. die Eigenschaften der beiderseitigen Eltern in neuen, bisher nicht gekannten Kombinationen aufweisender Formen, bietet natürlich für den **Tierzüchter** ob der Aussicht der Erzüchtung neuer, praktisch nutzbarer Typen das höchste Interesse.

Instruktive diesbezügliche Beispiele bei kleineren Säugetieren sind uns aus Castles Meerschweinchenversuchen bekannt.

So entstehen bei der Kreuzung einer schwarzen-glatten Rasse mit einer weißen-wirrhaarigen in F_1 durchaus schwarze-wirrhaarige Tiere, in F_2 schwarze-glatte, weiße-wirrhaarige, **schwarze-wirrhaarige** und **weiße-glatte.** (Fig. 43a).

Oder die Paarung kurzhaariger-schwarzer Tiere mit langhaarigen Albinos ergibt kurzhaarige-schwarze F_1-Tiere. In F_2 erscheinen schwarze-kurzhaarige, weiße-langhaarige, **schwarze-langhaarige, weiße-kurzhaarige.** (Fig. 43b).

Im Anschlusse hieran sei aus den Castleschen Versuchen auch noch ein Fall einer Kreuzung auf **3 genotypische Verschiedenheiten** bezogen dargestellt[1]):

Meerschweinchen Schwarz, kurzhaarig, glatthaarig × Meerschweinchen Weiß, langhaarig, wirrhaarig.

Dominant: **Schwarz, Kurzhaarig, Wirrhaarig.**

F_1-Tiere:
Schwarz,
Kurzhaarig,
Wirrhaarig.

F_2: Schwarz-kurzhaarig-wirrhaarig,
„ „ -glatthaarig,
Weiß-kurzhaarig-wirrhaarig,
Schwarz-langhaarig-wirrhaarig,
Weiß-kurzhaarig-glatthaarig,
Schwarz-langhaarig-glatthaarig,
Weiß-langhaarig-wirrhaarig,
„ „ -glatthaarig.

SSKKww × sskkWW
F_1: SsKkWw.
Keimzellen: SKw, skW, SKW, SkW, skw, sKw, Skw, sKW.

Diese ergeben folgende Kombinationen:

1. SKw × SKw = SSKKww = Schwarz-kurzhaarig-glatthaarig,
„ × skW = SsKkWw = „ „ -wirrhaarig.
„ × SKW = SSKKWw = „ „ „
„ × SkW = SSKkWw = „ „ „

[1]) Vgl. dazu die Abbildungen Fig. 43a und 43b, S. 110. 111, welche schon einen Teil der Typen dieses Versuches darstellen:



Schwarz-glatt.



Weiß-wirrhaarig.



F_1: Schwarz-wirrhaarig.



F_2: Schwarz-wirrhaarig.
9: (1 homozygot). Neue Kombination.



F_2: Schwarz-glatt.
3: (1 homozygot).



F_2: Weiß-wirrhaarig.
3: (1 homozygot).



F_2: Weiß-glatt.
1 (homozygot). Neue Kombination.

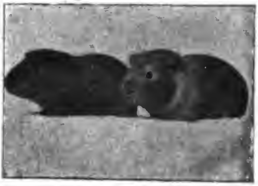
Fig. 43a. Kreuzung einer schwarzen-glatten Meerschweinchenrasse mit einer weißen-wirrhaarigen. (Nach Castle.)



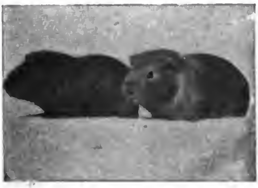
Kurzhaarig-schwarz pigmentiert (Dutch marked with white).



Albino, langhaarig.



F_1: Kurzhaarig-schwarz pigmentiert[1]).



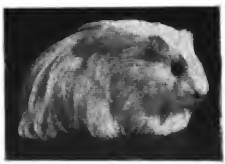
F_2; Schwarz pigmentiert-kurzhaarig. 9: (1 homozygot).



F_2: Schwarz pigmentiert-langhaarig. 3: (1 homozygot). Neue Kombination.)



F_2: Weiß-kurzhaarig. 3: (1 homozygot). Neue Kombination.



F_2: Weiß-(Albino-)langhaarig. 1: (1 homozygot).

Fig. 43b. Kreuzung einer kurzhaarig-schwarzen (ganz oder wie in unserem Falle gezeichnet) Meerschweinchenrasse mit einer langhaarigen Albinorasse. (Nach Castle.)

[1]) Das eine der beiden abgebildeten F_1-Tiere zeigt das „Dutch"-Muster als einen blaßgelben Gürtel, das andere ist einfarbig; beide aber sind (schwarz) pigmentiert (nicht Albinos).

	SKw	× skw	= SsKkww	= Schwarz-kurzhaarig-glatthaarig,
	„	× sKw	= SsKKww	= „ „ „
	„	× Skw	= SSKkww	= „ „ „
	„	× sKW	= SsKKWw	= „ „ -wirrhaarig.
2.	skW	× skW	= sskkWW	= Weiß-langhaarig-wirrhaarig,
	„	× SKw	= SsKkWw	= Schwarz-kurzhaarig- „
	„	× SKW	= SsKkWW	= „ „ „
	„	× SkW	= SskkWW	= „ -langhaarig- „
	„	× skw	= sskkWw	= Weiß- „ „
	„	× sKw	= ssKkWw	= „ -kurzhaarig- „
	„	× Skw	= SskkWw	= Schwarz-langhaarig- „
	„	× sKW	= ssKkWW	= Weiß-kurzhaarig- „
3.	SKW	× SKW	= SSKKWW	= Schwarz-kurzhaarig-wirrhaarig,
	„	× SKw	= SSKKWw	= „ „ „
	„	× skW	= SsKkWW	= „ „ „
	„	× SkW	= SSKkWW	= „ „ „
	„	× skw	= SsKkWw	= „ „ „
	„	× sKw	= SsKKWw	= „ „ „
	„	× Skw	= SSKkWw	= „ „ „
	„	× sKW	= SsKKWW	= „ „ „
4.	SkW	× SkW	= SSkkWW	= Schwarz-langhaarig-wirrhaarig,
	„	× SKw	= SSKkWw	= „ -kurzhaarig- „
	„	× skW	= SskkWW	= „ -langhaarig- „
	„	× SKW	= SSKkWW	= „ -kurzhaarig- „
	„	× skw	= SskkWw	= „ -langhaarig- „
	„	× sKw	= SsKkWw	= „ -kurzhaarig- „
	„	× Skw	= SSkkWw	= „ -langhaarig- „
	„	× sKW	= SsKkWW	= „ -kurzhaarig- „
5.	skw	× skw	= sskkww	= Weiß-langhaarig-glatthaarig,
	„	× SKw	= SsKkww	= Schwarz-kurzhaarig- „
	„	× skW	= sskkWw	= Weiß-langhaarig-wirrhaarig,
	„	× SKW	= SsKkWw	= Schwarz-kurzhaarig-wirrhaarig,
	„	× SkW	= SskkWw	= „ -langhaarig- „
	„	× sKw	= ssKkww	= Weiß-kurzhaarig-glatthaarig,
	„	× Skw	= Sskkww	= Schwarz-langhaarig-glatthaarig,
	„	× sKW	= ssKkWw	= Weiß-kurzhaarig-wirrhaarig.
6.	sKw	× sKw	= ssKKww	= Weiß-kurzhaarig-glatthaarig,
	„	× SKw	= SsKKww	= Schwarz- „ „
	„	× skW	= ssKkWw	= Weiß- „ -wirrhaarig,
	„	× SKW	= SsKKWw	= Schwarz- „ „
	„	× SkW	= SsKkWw	= „ „ „
	„	× skw	= ssKkww	= Weiß- „ -glatthaarig,
	„	× Skw	= SsKkww	= Schwarz- „ „
	„	× sKW	= ssKKWw	= Weiß- „ -wirrhaarig.
7.	Skw	× Skw	= SSkkww	= Schwarz-langhaarig-glatthaarig,
	„	× SKw	= SSKkww	= „ -kurzhaarig- „
	„	× skW	= SskkWw	= „ -langhaarig-wirrhaarig,
	„	× SKW	= SSKkWw	= „ -kurzhaarig- „
	„	× SkW	= SSkkWw	= „ -langhaarig- „
	„	× skw	= Sskkww	= „ „ -glatthaarig,
	„	× sKw	= SsKkww	= „ -kurzhaarig- „
	„	× sKW	= SsKkWw	= „ „ -wirrhaarig.
8.	sKW	× sKW	= ssKKWW	= Weiß-kurzhaarig-wirrhaarig,
	„	× SKw	= SsKKWw	= Schwarz- „ „
	„	× skW	= ssKkWW	= Weiß- „ „
	„	× SKW	= SsKKWW	= Schwarz- „ „
	„	× SkW	= SsKkWW	= „ „ „
	„	× skw	= ssKkWw	= Weiß- „ „
	„	× sKw	= ssKKWw	= „ „ „
	„	× Skw	= SsKkWw	= Schwarz- „ „

Das ergibt:

Schwarz-kurzhaarig-wirrhaarig: 27 in 8 verschiedenen Genotypen (1 homozygot),
Schwarz kurzhaarig-glatthaarig: 9 „ 4 „ „ (1 „).

Weiß-kurzhaarig-wirrhaarig:	9 in 4	verschiedenen	Genotypen	(1 homozygot),
Schwarz-langhaarig-wirrhaarig:	9 „ 4	„	„	(1 „),
Weiß-kurzhaarig-glatthaarig:	3 „ 2	„	„	(1 „),
Schwarz-langhaarig-glatthaarig:	3 „ 2	„	„	(1 „),
Weiß-langhaarig-wirrhaarig:	3 „ 2	„	„	(1 „),
Weiß-langhaarig-glatthaarig:	1 „ 1	Genotyp.		(1 „).

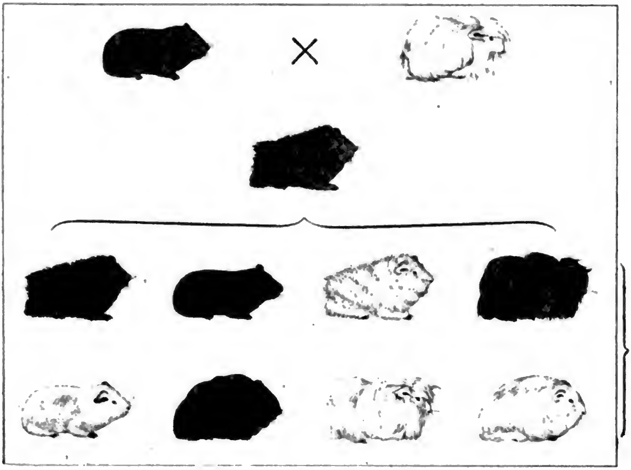
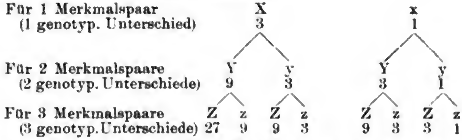


Fig 44. Kreuzung zweier Meerschweinchenrassen mit drei selbständig mendelnden Eigenschaften: schwarz-weiß, kurzhaarig-langhaarig, wirrhaarig-glatthaarig. Das jeweils zuerst genannte Merkmal ist voll dominant. Die F_1-Bastarde sind deshalb schwarz, kurzhaarig, wirrhaarig. In F_2-Spaltung in acht Typen (S. 109), welche vorstehend je einmal gezeichnet sind. (Nach Baur und Goldschmidt, Wandtafeln zur Vererbungslehre.)

Mit zunehmender Zahl der von beiden Elternformen in die Kreuzung eingebrachten „Merkmalspaare“ oder, wollen wir richtiger sagen, der genotypischen Verschiedenheiten in den Gameten (Ei und Samenzelle) vermehrt sich natürlich die Zahl der möglichen Kombinationsfälle und damit die Zahl der Gruppen in F_2 außerordentlich: Bei 4 genotypischen Unterschieden sind beispielsweise schon $256 = (2^4)^2$, bei 5 g. U. $1024 = (2^5)^2$ usw. verschiedene Fälle möglich, aber nur in einem dieser jeweils möglichen Fälle finden sich alle dominanten bzw. rezessiven Eigenschaften vereinigt.

Für ein „Merkmalspaar“, für einen genotypischen Unterschied, ergeben sich, wie wir wissen, bei vorhandener vollkommener Dominanz 2 äußerlich verschiedene Gruppen in F_2, bei 2 genotypischen Unterschiedlichkeiten $4 = 2^2$, bei 3 genotypischen Unterschiedlichkeiten $8 = 2^3$ usw.; die Gestaltung der Zahlenverhältnisse der jeder dieser

Gruppen angehörigen Individuen hat J. Wilson neuestens in einer hübschen Darstellung veranschaulicht:



Für die 3 Merkmalspaare (X-x, Y-y, Z-z) und die dabei möglichen Kombinationen ergeben sich somit (äußerlich) 8 Gruppen: 27 (X Y Z) : 9 (X Y z) : 9 (X y Z) : 9 (x Y Z) : 3 (X y z) : 3 (x Y z) : 3 (x y Z) : 1 (x y z)[1].

In sehr übersichtlicher Weise hat auch W. Johannsen die Gesetzmäßigkeit, nach der sich bei freier Kombination und vollkommener Dominanz die Kombinationen nach der Mendelschen Spaltung vollziehen, dargestellt[2]):

Übersicht der Anzahl möglicher Kombinationen nach Mendelscher Spaltung, freie Kombination und Dominanz überall vorausgesetzt.

Anzahl genotypischer Differenzen	1	2	3	4	5	6	n
1. Genotypisch verschiedene Gameten	2	4	8	16	32	64	2^n
2. Kombinationsweisen der Gameten	4	16	64	256	1024	4096	2^{2n}
3. Genotypisch verschiedene Zygoten	3	9	27	81	243	729	3^n
4. Homozygoten, alle eo ipso genotypisch verschieden	2	4	8	16	32	64	2^n
5. Heterozygoten im ganzen . . .	2	12	56	240	992	4032	$2^{2n}-2^n$
6. Genotypisch verschiedene Heterozygoten	1	5	19	65	211	665	3^n-2^n
7. Verschiedene Phänotypen, maximale Anzahl	2	4	8	16	32	64	2^n
8. Phänotypenverteilung, nach der Anzahl „dominierender Eigenschaften" geordnet	3+1	$(3+1)^2$	$(3+1)^3$	$(3+1)^4$	$(3+1)^5$	$(3+1)^6$	$(3+1)^n$

Je größer der Grad der Heterozygotie, desto mehr tritt die Anzahl der Homozygoten den Heterozygoten gegenüber zurück. So sind schon bei 4 facher Heterozygotie in F_2 15 mal mehr heterozygote als homozygote Individuen vorhanden. Es ist deshalb auch in solchem Falle schon schwierig, die Homozygoten zu finden und zu isolieren, was nicht bloß für die wissenschaftliche Beobachtung bzw. den Ver-

[1]) Bezüglich der allgemeinen Formeln zur Berechnung der Keimzellenkombinationen und der Zahl der äußerlich verschiedenen Gruppen in F_2 bei Vorhandensein von mehreren Merkmalspaaren (Polyhybriden) für Pisum- und Zeatyp, unvollkommene Dominanz usw. verweise ich auf die verschiedenen Spezialwerke über Vererbungslehre, im besonderen auch auf die Zusammenstellungen in L. Plates Buch, S. 112/128, auf E. Baur u. a. mehr.

[2]) Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre usw., S. 623. Leipzig-Berlin 1915.

such, sondern vor allem für eine praktische Verwertung der Kombinationsmöglichkeiten von Bedeutung ist.

f) Nicht immer verlaufen nun die Spaltungen in so glatter, äußerlich übersichtlicher und vor allem den schematisch vorberechneten Ergebnissen entsprechender Weise.

Es entspricht eben durchaus nicht immer, wie wir schon betont haben (S. 105), eine selbständige Erbanlage je einer „Eigenschaft", die „Eigenschaften" bzw. deren Repräsentanten der Keimzelle stellen eben keine jederzeit und unter allen Umständen selbständigen und frei kombinierbaren „Einheiten" des Organismus dar.

Neuere Versuche in der Mendelforschung haben uns vielmehr in Verfolg des Ausbaues der „Faktorenlehre" u. a. vor allem auch darüber belehrt, daß **ein und dieselbe Eigenschaft** auch durch **mehrere, voneinander verschiedene Erbeinheiten** bedingt sein kann[1]): Viele Eigenschaften bieten zwar äußerlich einen einheitlichen Eindruck, haben aber eine kleinere oder größere Anzahl verschiedener Faktoren[2]) als Grundlage: sog. **polygene Merkmale** ungleichsinniger Faktoren.

Durch eingehende Untersuchungen sind uns nach dieser Richtung u. a. besonders die Farbenrassen bei verschiedenen Pflanzen, so vor allem beim Löwenmaul (E. Baur), bei Mäusen (L. Plate, Cuénot, Durham, Hagedoorn, Castle, Morgan), bei Meerschweinchen (Castle), bei Ratten (Mac Curdy, Castle), bei Kaninchen (E. Baur), beim Pferde (Hurst, Bunsow, Sturtevant, vor allem aber A. R. Walther), bei Hühnern (Davenport), in ihren Erbgrundlagen und Erbformeln[3]) bekannt geworden.

Die unten folgenden Darlegungen, die uns u. a. die Entstehung von „Schwarz" und „Grau" bei Mäusen, des Walnußkammes bei Hühnern zeigen, bieten solche Beispiele.

Bei Gelegenheit der Untersuchungen dieser Art wurden wir auch darüber belehrt, daß Faktoren einander verdecken können; der **„epistatische"** vermag den **„hypostatischen"** vollkommen zu verdecken.

So verdeckt beispielsweise der **Graufaktor** bei Mäusen einen gleichzeitig vorhandenen **Schwarzfaktor**[4]): Cuénot erhielt bei Paarung von grauen Mäusen mit Albinos in F_1 ausschließlich graue Individuen, in F_2 erschienen graue, **schwarze** und weiße im Verhältnis 9 : 3 : 4.

Grau wird bedingt durch den Faktor G bei gleichzeitigem Vorhandensein des Farbbestimmers C, Schwarz durch den Faktor N bei gleichzeitiger Anwesenheit von C. Die Albinos besitzen C nicht, dagegen scheinen die verwendeten Albinos den Schwarzfaktor besessen zu haben, der natürlich infolge Fehlens von C nicht in Erscheinung treten kann. In F_1 trifft zwar N mit C zusammen, aber infolge gleichzeitiger Anwesenheit von GC (Grau, das

[1]) Nach der Zahl der bedingend beteiligten „Erbeinheiten" spricht man von „monogenen", „digenen", „trigenen" usw. Merkmalen.

[2]) Faktoren, die, wie hier schon bemerkt sein mag, auch u. U. gleichzeitig an der Auslösung anderer Eigenschaften beteiligt zu sein vermögen.

[3]) Wenn man bei einer Rasse den Bestand aller scheinbar wirksamen Erbeinheiten für ein bestimmtes Merkmal kennt, kann man die „Erbformel" des Merkmales aufstellen.

[4]) Dieser Fall wird auch in anderer Weise erklärt, — daß „Grau" auch schon den „Schwarz"faktor enthielte, d. h. die grauen Mäuse in zwei Erbeinheiten sich von den weißen unterschieden, — und dann die „Grau"-Reaktion nur als eine „Modifikation der Schwarzreaktion" durch den Graufaktor zu betrachten sei.

aber „epistatisch“ ist) vermag es nicht, in Erscheinung zu treten; es erscheint erst, wenn G aus der Kombination ausscheidet und CN allein zurückbleibt:

CG × cN
F_1 : Cc GN
Keimzellen: CG, CN, cG, cN.

Kombinationen:

1 CG CG grau	2 CG CN grau	3 CG cG grau	4 CG cN grau
5 CN CG grau	6 CN CN schwarz	7 CN cG grau	8 CN cN schwarz
9 cG CG grau	10 cG CN grau	11 cG cG albino	12 cG cN albino
13 cN CG grau	14 cN CN schwarz	15 cN cG albino	16 cN cN albino

also:

grau 9 { 1 **CG CG** homoz., 2 CN CG heteroz., 2 CG cG „, 4 CG cN „ } : schwarz 3 { 1 CN CN homoz., 2 CN cN heteroz. } : 4 (1 + 3) Albino { 1 cG cG homoz., 2 cG cN heteroz., 1 **cN cN** homoz. }

Ähnliche Fälle beobachten wir auch bei unseren Haustieren:

So erschienen beispielsweise in den Kreuzungsversuchen des Verfassers mit Schweinen bei Kreuzung von halbroten bayerischen Landschweinen (Fig. 41 b) mit deutschen Edelschweinen (Fig. 41 a) in F_2 weiß-schwarze Tiere (Fig. 45), ein Beweis, daß unter dem „Rot“ des bayerischen Landschweines „Schwarz“ versteckt ist. Vielleicht angedeutet durch dunkel-schmutzig-graue Farbtöne, die sich, besonders beim Eber, manchmal zwischen dem Rot finden, und auch insofern wohl erklärlich, als vor einigen Jahrzehnten noch halbrote, halbschwarze und weiße derartige Landschweine vorhanden waren, die wohl meist ohne Rücksicht auf die Farbe miteinander gepaart wurden.

Die Tatsache, daß ein Merkmal bzw. eine Merkmalsanlage über die andere dominiert, sagt noch nicht gleichzeitig auch, daß die beiden im Verhältnis von Dominanz und Rezessivität zueinander stehen; sie können sich vielmehr nur „epistatisch“ bzw. „hypostatisch“ zueinander verhalten. Den Entscheid darüber, ob wir es im Einzelfalle mit echter Dominanz oder Epistase zu tun haben, erhalten wir erst durch den Ausfall der F_2-Generation beim Kreuzungsversuch.

Vorbeschriebenes Beispiel der Kreuzung von grauen und albinotischen Mäusen zeigt auch ein sog. **Kreuzungsnovum:** das Auftreten schwarzer Mäuse aus grauen und weißen P-Individuen in F_2.

Derartige Kreuzungsnova kommen demnach im Gefolge der Kreuzung und Spaltung infolge Neukombination der Erbeinheiten bzw. unter Ausscheidung eines verdeckenden Faktors und Sichtbarwerden einer schon bei den

Eltern verborgen vorhandenen Erbeinheit zustande. Andererseits ergeben sich „Kreuzungsneuheiten", die durch mehr als eine Erbeinheit bedingt sind, auch durch den bei der Neukombination sich ergebenden Zusammentritt aller der (bisher getrennten) für das Zustandekommen des betreffenden Merkmals erforderlichen Faktoren:

Ein sehr lehrreiches Beispiel einer Kreuzungsneuheit aus dem Pflanzenreiche stellt z. B. der aus den Mitteilungen von Bateson und E. Saunders bekannte Fall dar, nach dem aus zwei verschiedenen weiß blühenden Variationen von Lathyrus oderatus (wohlriechende Waldplatterbse) bei der Kreuzung in F_1 purpur-blau-rotgefärbte Bl.-Blätter erschienen.



Fig. 45.

Das vorstehende Bild [1]) zeigt einen jungen Eber, F_2-Tier, hervorgegangen aus der Paarung eines **weifsen** Ebers (F_1) und einer **weifsen** Sau (F_1), die selbst aus einer Paarung des weißen deutschen Edelschweines ♂ mit bayerischem halbrotem Landschwein ♀ stammen. Der kleine F_2-Eber selbst war, wie das Bild zeigt, **weifs und schwarz gescheckt** [2]), stellt also eine Neubildung aus zwei weißen Tieren dar, die in der Weise zu erklären ist, daß unter dem (rezessiven) roten Pigment der halbroten Großmutter Schwarz versteckt war, das in F_2 abgespalten und mit Hilfe eines offenbar gleichfalls vorhandenen Scheckungsfaktors über den Körper in der gegebenen Weise verteilt wurde (vgl. einen ähnlichen Fall unter Fig. 4 der IV. Abtlg.: Züchtung).

Eine solche Neubildung durch Zusammentreffen bisher getrennter Faktoren stellt zum Beispiel auch der **„Walnußkamm"** (Rr Pp) bei Hühnern dar, der in F_1 erscheint, wenn rosenkämmige Formen (RR pp) mit erbsenkämmigen (PP rr) gepaart werden (Fig. 46) [3]).

Sehr instruktiv ist das bekannte, von Cuénot gebrachte Beispiel der Kreuzung grauer Mäuse (C G D) mit schokoladefarbenen (C Nd), wobei ein Farb-Dichtigkeitsfaktor (D) und sein Antagonist, ein Farb-Verdünnungsfaktor (d), eine wichtige Rolle spielen. Aus der durchweg grauen F_1-Generation

[1]) Entnommen einer demnächst erscheinenden Arbeit des Verfassers über die seinerzeit in Weihenstephan durchgeführten Kreuzungs- und Vererbungsversuche.

[2]) Eine Anzahl weißer Haare einer kleinen Partie des Hinterteiles zeigten einen leichten, besonders im auffallenden Sonnenlicht erkennbaren roten Schimmer.

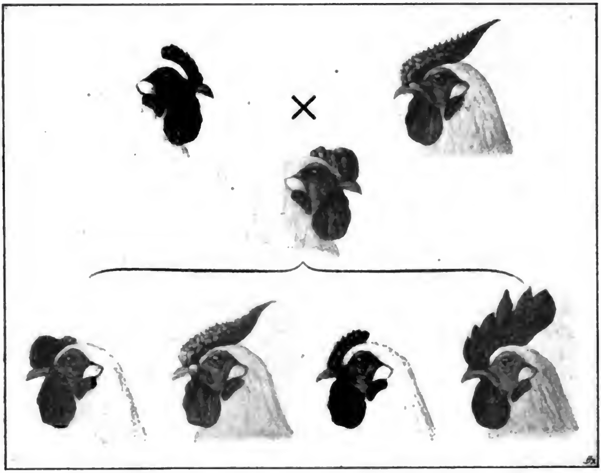
[3]) Der einfache Kamm wäre rr pp; bezüglich der einzelnen Kammformen vgl. Fig. 46).

(CC GN Dd) erscheinen in F_2 neben grauen und schokoladefarbenen und schwarzen Mäusen durch Ausscheiden des Dichtigkeitsfaktors aus einer Kombination von CC GG oder CC GN auch golden-agoutifarbige Tiere:

9 : grau { 1 CC GG DD, 2 CC GG Dd, 2 CC GN DD, 4 CC GN Dd } 3 : schwarz { 1 CC NN DD, 2 CC NN Dd }

3 : golden { 1 CC GG dd, 1 CC GN dd } 1 : schokoladefarbig 1 CC NN Dd

Über eine sehr bedeutsame Tatsache, auf die wir ja gelegentlich schon wiederholt hingedeutet haben, belehren uns gleichzeitig alle diese Beispiele: daß auf Grund des selbständigen



P

F_1

F_2

1 2 3 4

Fig. 46. Vererbung der Kammformen bei Hähnen. (Nach Bateson.)
1 Walnußkamm, *2* Rosenkamm, *3* Erbsenkamm, *4* einfacher Kamm. (Aus Baur u. Goldschmidt, Wandtafeln zur Vererbungslehre.)

Verhaltens der einzelnen Faktoren bei der Spaltung die äußerlich in Erscheinung tretenden Merkmale und **Eigenschaften** einerseits und die ihnen zugrunde liegenden mendelnden (spaltenden) **Erbeinheiten** andererseits **durchaus verschiedene Dinge sind.**

Deshalb verhalten sich auch bei nahe verwandten Rassen oft sogar dieselben Merkmale verschieden hinsichtlich der Vererbung:

So verhalten sich beispielsweise die Albinos im allgemeinen rezessiv gegenüber pigmentierten Tieren: bei Hühnern pflegt jedoch „weiß" dominant zu sein; es gibt aber auch Hühner, bei denen das „Weiß" rezessiv ist.

In ähnlicher Weise berichtet uns J. Wilson über die Verschiedenheit des „Weiß" bei Shorthorns und beim Parkrind u. ä. mehr.

Auch beim Schwein scheint u. a. nach Zusammenhalt unserer eigenen mit verschiedenen anderen Versuchsbeobachtungen verschiedenes, d. h. durch verschiedene und sich verschieden verhaltende Faktoren bedingtes „Rot" der Haarfarbe bei den verschiedenen hier in Frage kommenden Rassen zu existieren.

Äußerlich „gleiche" Individuen brauchen deshalb durchaus nicht zu demselben „Biotyp" (Johannsen)[1]) zu gehören, selbst wenn sie, unter sich gepaart, konstant züchten. Etwa vorhandene verschiedene Gene werden eben erst bei Kreuzungen mit Rassen aufgedeckt werden, welche die zugehörigen antagonistischen Gene besitzen.

g) Es ist hier nicht der Platz, in Ausführlichkeit auf die Entwicklung der Faktorenlehre einzugehen. Es mag vor allem aber noch erwähnt sein, daß nach den heute vorliegenden Untersuchungen der **gleiche** Faktor in verschiedener Weise sich zu äußern bzw. auf **verschiedene** Eigenschaften Einfluß zu nehmen vermag, ebenso wie **verschiedene** Erbeinheiten in **gleicher** oder ähnlicher Weise äußerlich in Erscheinung treten können.

Den Fall, in dem eine Erbeinheit in einzelnen Fällen auf mehrere Merkmale, die noch dazu zu verschiedenen Organen gehören, Einfluß zu nehmen vermag, hat man (L. Plate) mit dem Namen **„Pleiotropie"** belegt. Solche von einer Erbeinheit abhängige Merkmale kommen dann immer zusammen vor, erscheinen „korrelativ" (s. unten S. 122) verbunden.

Bei Erbsen finden sich immer weiße Samenschale und weiße Blüte, graue und braune Samenschale und gefärbte Blüte, grüne unreife Hülse und grüne Färbung des Stengels, der Blattrippen und des Kelches, gelbe unreife Hülse und gelbe Färbung der genannten Organe zusammen (Mendel).

Nach Johannsen hat bei Bohnen ein Faktor, der Gelb in Braun und Violett in Schwarz verwandelt, gleichzeitig Einfluß auf Größe und Form der Samen u. ä. mehr.

Es gibt auch Hafervarietäten, die drei durch ein und dieselbe genotypische Eigentümlichkeit, durch einen Faktor, beeinflußte Merkmale aufweisen: Begrannung, Behaarung der Spelzen, Wulstbildung am Grunde der Blüte und damit leichtere oder schwerere Ablösbarkeit bei der Reife[2]).

Nach L. Plate bewirkt der Faktor E bei Mäusen intensive Pigmentbildung in den Haaren und dunkles Retinapigment in den Augen, weshalb alle E-Rassen schwarze Augen, die e-Rassen dagegen hellere Färbung und rote Augen aufweisen.

Die Feststellung, daß verschiedene Erbeinheiten äußerlich in gleicher und ähnlicher Weise in Erscheinung zu treten vermögen, ist von besonderer Bedeutung für die Beurteilung der Merkmale in quantitativer Richtung:

[1]) Das sind alle Individuen, die durchaus gleichheitliches Material an „Gene" (Erbeinheiten), gleiche „genotypische Konstitution", besitzen.

[2]) Bei Kreuzung (Nilsson-Ehle) einer solchen begrannten Rasse mit behaarten Spelzen und ringförmigem Wulst am Grunde der Blüte (leichte Ablösbarkeit in reifem Zustande) mit einer unbegrannten, unbehaarten Rasse ohne Wulst verhielten sich Begrannung und Behaarung „dominant", Wulstbildung aber „rezessiv", obwohl die genotypische Unterschiedlichkeit beider Rassen nach dem Ausfall der Kreuzungen nur durch ein „Gen" bedingt erscheint! Ein deutlicher Beleg dafür, daß man sich die „Dominanz" und „Rezessivität" nicht ohne weiteres einfach durch die Anwesenheit positiv vorhandener Erbeinheiten, Faktoren, bzw. durch das Fehlen solcher bedingt denken darf, wie das vielfach geschieht! In dieser Richtung ein sehr lehrreicher Fall, auf den auch W. Johannsen mit Nachdruck hinweist. D. V.

Die rote Kornfarbe des Weizens ist beispielsweise nach Nilsson-Ehle veranlaßt durch drei verschiedene, selbständig mendelnde Erbeinheiten. Jede derselben vermag aber für sich allein schon eine deutliche, wenn auch schwächere Rotfärbung zu veranlassen, so daß, je nachdem eine, zwei oder drei dieser Erbeinheiten zugegen sind, auch die Rotfärbung eine mehr oder weniger intensive ist.

Die Erscheinung, nach der in vorerwähnter Weise mehrere „gleichsinnige" Faktoren sich in ihrer Wirkung zu unterstützen und zu steigern vermögen, wird als **„Homomerie"** (L. Plate) oder **Polymerie** bezeichnet. Es sind heute schon eine ziemliche Anzahl morphologischer Eigenschaften quantitativer Natur, aber auch physiologischer Charaktere bei Pflanzen und Tieren bekannt, die nach Art der Kornfarbe beim Weizen durch mehrere gleichsinnige Faktoren veranlaßt werden.

So hängt nach Pearl und Surface die Fruchtbarkeit der Hühner vermutlich von mehreren gleichsinnigen Faktoren ab[1]. Auch für die Milchergiebigkeit liegt eine derartige Annahme nach allen bisherigen Beobachtungen außerordentlich nahe. Ebenso für den Wollecharakter (E. Baur und C. Kronacher) (vgl. S. 135 ff).

Auf jeden Fall hat die **Homomerie** eine sehr **große Bedeutung für die Erklärung der natürlichen Variabilität,** zumal bei physiologischen Eigenschaften, da ja bei Vorhandensein mehrerer gleichsinniger Faktoren für eine Eigenschaft in F_2 zahlreiche Abstufungen erblicher Art von dem Merkmale zur Beobachtung kommen müssen:

Da wohl zahlreiche fluktuierende Variationsreihen (vgl. S. 21/22) von Merkmalen quantitativer Natur auf verschiedener Kombination gleichsinniger Faktoren für das fragliche Merkmal beruhen, so ist jetzt gut verständlich, wie gerade in der Tierzucht in vielen Fällen durch fortgesetzte Auslese eine **Steigerung einer Eigenschaft** (bis zur Erreichung des homozygoten Zustandes) zu bewirken ist. Bei andauernder Auslese der höheren Zwischenstufen der einen Seite einer solchen homomeren Variationsreihe und Vermehrung derselben unter sich muß eben schließlich auch bei geringer Nachkommenschaft die höchste Stufe (die P-Form dieser Seite) abgespalten werden, die dann rein weitergezüchtet werden kann.

Die Homomerie erklärt uns auch, warum beim Aufhören der Selektion, sofern eben nicht ausschließlich die höchste homozygote Stufe erreicht und gezüchtet wurde, allmählich wieder ein **Rückschlag** nach dem Mittel der Variationsreihe eintreten muß.

Auch eine **rezessive Sprungvariation** kann ebenso wie eine Steigerung der Variabilität einer Eigenschaft über das elterliche Maß hinaus eine Folge von Spaltungen in F_2 bei Homomerie sein und braucht nicht auf einer Veränderung der Erbanlagen, einer Mutation im engeren Sinne des Wortes, zu beruhen[2].

---

[1] Nach Pearl könnte man, um das hier zu erwähnen, für die Winterlegetätigkeit zwei gleichsinnige Faktoren L_1 und L_2 annehmen: jeder für sich rufe geringe Fruchtbarkeit (unter 30 Wintereier), beide zusammen hohe Fruchtbarkeit (über 30 Wintereier) hervor. Die Fruchtbarkeit würde immer nur vom Vater vererbt: Nimmt man einen Faktor F für Weiblichkeit (f = Männlichkeit) an, so folgt daraus, daß L_2 und F nur zusammen in die gleiche Keimzelle gehen. Ein Weibchen mit hoher Fruchtbarkeit enthielte immer L_2 l_2 (heterozygot) und wäre entstanden zu denken aus der Vereinigung der Keimzellen: $F L_1 l_2 \times f L_1 L_2$.

[2] Bezüglich weiterer Einzelheiten des über die **„Homomerie"** zu Sagenden muß ich auf die Handbücher der Vererbungslehre, im besonderen auch auf die ausgezeichnete Darstellung Plates (Vererbungslehre S. 151/174) verweisen.

Bezüglich der **Bedeutung der Homomerie** für die **Erklärung** des Auftretens einer anscheinend **„konstant-intermediären"** Vererbung bei der Paarung von Varietäten siehe den kurzen Hinweis unter S. 134 dieses Abschnittes!

Die Tatsache des Bestehens gleichsinniger Faktoren scheint auch auf das **Entstehen der Erbeinheiten** einiges Licht zu werfen, insofern sie die Annahme nahelegt, daß die Erbeinheiten allmählich auseinander entstanden sind.

Die grundlegende Erkenntnis der neuzeitlichen Vererbungslehre, die uns als erster Mendel vermittelt hat, bildet die Tatsache der gegenseitigen **Unabhängigkeit** der „Merkmale" bzw. ihrer „Repräsentanten" (Gene) im Erbgange und der Möglichkeit **zahlengemäßer Berechnung der** auftretenden **Kombinationen** bei Bekanntsein der an der Bildung der jeweils fraglichen Merkmale beteiligten „Erbeinheiten" (der „Erbformeln"). Letzterenfalls sind wir in der Lage, den Ausfall bestimmter Paarungen vorauszusagen, wie wir ja umgekehrt aus dem Zahlenverhältnisse der bei Gelegenheit einer Kreuzung auftretenden äußerlich verschiedenen Formen auch die genotypische Zusammensetzung der Keimzellen bezüglich der einzelnen Merkmale, die **„genotypische Konstitution"**, zu **erschließen** vermögen.

Einer derartigen **„Analyse"** stehen freilich bei unseren Haustieren, besonders bei den großen, infolge der geringen Nachkommenzahl sehr erhebliche Schwierigkeiten gegenüber (vgl. S. 133).

Im allgemeinen stimmen — um so mehr, je größer das Beobachtungsmaterial — die tatsächlichen mit den theoretisch zu erwartenden Zahlen zumeist weitgehendst überein. Verschiedentlich kommen aber auch diesbezügliche Abweichungen von der typischen alternativen Vererbung zur Beobachtung in der Weise, daß die an der Hand der Spaltungen in F_2 (unter Umständen natürlich schon in F_1) auftretenden **Zahlenverhältnisse** für die einzelnen Gruppen **den theoretischen Voraussetzungen nicht entsprechen:**

Diese Erscheinung kann[1]) begründet sein in zu geringer Zahl der beobachteten Individuen, so daß der Zufall eine Gruppe auf Kosten einer oder mehrerer anderer zu begünstigen vermag, wie das besonders häufig bei Versuchen mit unseren mittleren oder größeren Haustieren zutrifft, oder, was wiederum für unsere Haustierrassen zutreffend ist, unsere Kenntnisse hinsichtlich der genotypischen Zusammensetzung der gekreuzten Rassen sind noch durchaus unvollständig (bedürfen der Korrektur oder Ergänzung).

Somatische Schwankungen in der Ausbildung der jeweils fraglichen Merkmale oder unvollkommene Dominanz vermögen Zuteilung der einzelnen Individuen zu falschen Klassen zu veranlassen und damit falsche Zahlenverhältnisse vorzutäuschen.

Ferner können die umgebenden Verhältnisse die Entwicklung gewisser Gruppen begünstigen oder hemmen; auch kann der Fall bestehen, daß gewisse Keimzellenkombinationen besonders leicht, andere nur sehr schwer zustande kommen („selektive Befruchtung").

Das Fehlen bestimmter Gruppen kann endlich bedingt sein durch das Fehlen bestimmter Keimzellen und damit der entsprechenden Keimzellenkombinationen oder das Absterben gewisser Keimzellenkombinationen (gewisser Biotypen) schon auf noch nicht nachweisbarer embryonaler Stufe (Cuénot) (vgl. Erklärung der Mutationserscheinungen bei Oenoth-Lamark nach O. Renner, S. 68). Auch das frühzeitige Absterben von Embryonen oder jungen Tieren bestimmter Gruppen kann das Zahlenverhältnis beeinträchtigen (vermutlich für Tanzmäuse zutreffend, Darbishire).

---

[1]) Einwandfreie Kontrolle des einschlägigen Zuchtmateriales natürlich immer vorausgesetzt.

Unerwartete Spaltungsergebnisse bzw. abweichende Zahlenverhältnisse können weiter noch hervorgerufen werden, — wenn man von der verschiedentlich angenommenen, aber derzeit wohl nicht ausreichend begründeten Möglichkeit der Bildung „unreiner“ Gameten[1]) absieht, — durch anscheinende „korrelative“ Verknüpfung bestimmter Erbeinheiten, **Verkoppelung**, untereinander oder durch scheinbare gegenseitige **Abstoßung**[2]) gewisser Faktoren:

Man erklärt nämlich die durch verschiedene Forscher (Bateson, Punnett u. a.) in manchen Fällen beobachteten merkwürdigen und zunächst völlig unverständlichen Zahlenverhältnisse damit, daß bestimmte Faktoren nie gleichzeitig in ein und dieselbe Keimzelle einwanderten, während andere wieder immer zusammen in derselben Gamete aufträten. Heute gibt man die Erklärung für diese, im besonderen bei Pflanzen (Lathyrus odoratus, Primula sinensis) beobachteten Fälle teilweise natürlicher durch die Annahme, daß aus bis jetzt unbekannten Ursachen hier **bestimmte Keimzellen in bedeutender Überzahl gebildet** würden[3]), was als natürliche Folge hätte, daß die möglichen Kombinationen stark beschränkt würden, bzw. daß gewisse Kombinationen immer homozygot, andere immer heterozygot aufträten. Es ist aber durchaus noch nicht gelungen, alle Fälle, speziell von „scheinbarer Abstoßung“, auf vorgenannte Weise zu erklären:

Im besonderen die Fälle des Auftretens sog. **„geschlechtsabhängiger“ Merkmale** (S. 150/151), die bei gewissen Kreuzungen bestimmte Eigenschaften nur an einem bestimmten Geschlechte zur Anschauung kommen lassen, hat man durch Abstoßung zwischen den dominanten Faktoren für das jeweils fragliche Merkmal und für das Geschlecht erklärt unter der Hilfsannahme, daß das eine Geschlecht immer heterozygot sei:

So ist zum Beispiel die gegenüber der einfachen Färbung dominante **Sperberung der Plymouth-Rocks** ein **geschlechtsabhängiges Merkmal,** das dem sog. „Abraxastyp“ (S. 151/152) folgt, bei dem das ♂ immer homozygot (= mm)[4]), das ♀ immer heterozygot (= Wm) ist: Die „Geschlechtsabhängigkeit“ des Merkmales kommt im besonderen darin zum Ausdruck, daß die „reziproken“[5]) Kreuzungen verschiedene Resultate geben:

Kreuzen wir zum Beispiel nach Morgan-Goodale

Gesperberte Plymouth-Rocks × Einfarbig schwarze Langshans,

so erhalten wir (D ⟵⟶ W):
abstoßend

1. P : DDmm × RRWm
(Keimzellen: Dm — RW; Rm)
F_1 : DRWm = ♀ Gesperbert — DRmm = gesperbert ♂
: DRmm × DRWm
(Keimzellen: Dm; Rm — Dm; RW)
F_2 : DDmm — DRWm — RDmm — RRWm
♂ gesperbert; ♀ gesperbert; ♂ gesperbert; ♀ einfarbig schwarz

2. Die reziproke Kreuzung:
P : Einfarbig ♂ RRmm × Gesperbert ♀ DRWm
(Keimzellen: Rm — Dm; RW)
F_1 : DRmm = ♂ gesperbert — RRWm = ♀ einfarbig schw.
DRmm × RRWm
(Keimzellen: Dm; Rm — RW; Rm)
F_2 : DRWm — DRmm — RRWm — RRmm
♀ gesperbert; ♂ gesperbert; ♀ einfarbig; ♂ einfarbig (vgl. Fig. 47).

[1]) Infolge „Beimischung antagonistischer Faktoren-Bruchteilchen“ oder „Gametenunreinheit durch „Latenz“ (inaktives Vorhandensein der gegenteiligen Merkmalsanlage; vgl. auch: Geschlechtsvererbung, S. 160).

[2]) Sog. „unechte Allelomorphie“.

[3]) „Reduplikationstheorie“ oder „Theorie der multiplen Gameten“.

[4]) Das heterozygote Geschlecht ist dominant; das heterozygote bildet zweierlei, das homozygote einerlei Keimzellen.

[5]) ♂ A × ♀ B und ♀ A × ♂ B.

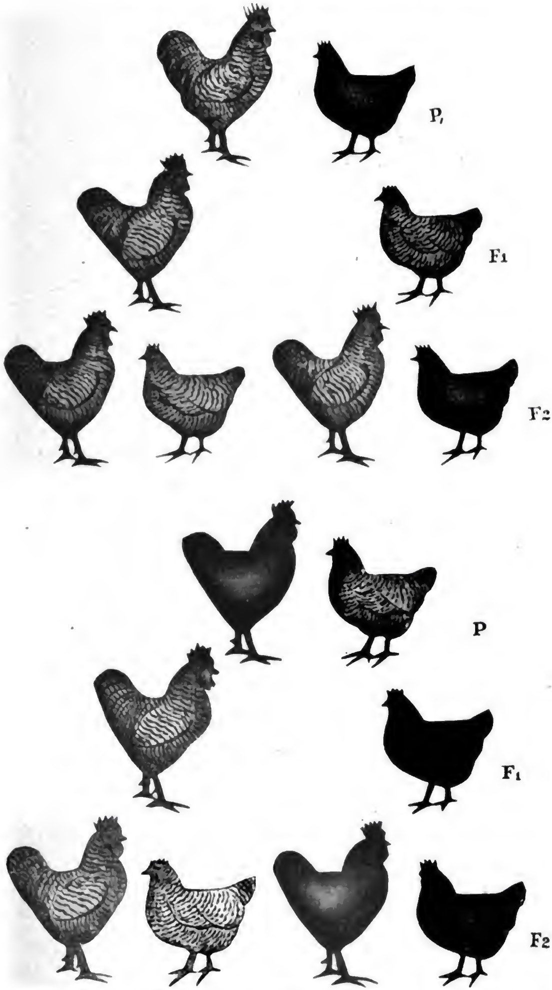


Fig. 47. Kreuzung Plymouth-Rocks-Langshans. (Nach Plate, Vererbungslehre.)

Wir werden auf diesen und einen anderen (den „Drosophilatyp") Typ und ihr Verhalten, zumal soweit es die Heterozygotie des einen Geschlechtes betrifft, bei der eingehenderen Besprechung der Geschlechtsvererbung am Schlusse dieses Abschnittes nochmals zurückkommen (S. 151/154).

[Hier mag nur vorläufig schon darauf verwiesen sein, daß man eine natürliche Erklärung dieser Erscheinungen zu geben vermag durch die Annahme, der Faktor des dominanten, geschlechtsabhängigen Merkmales habe seinen Sitz in dem „geschlechtsauslösenden" X-Chromosom (S. 144/146, 149/150) des einen Elters, der Faktor des rezessiven Merkmales in dem X-Chromosom des anderen Elters.]

Zur Erklärung den Erwartungen bzw. Berechnungen nicht entsprechender Zahlenverhältnisse der Spaltungen bzw. Typen bei Kreuzungen werden dann weiter noch herangezogen:

Verschiedene (bzw. wechselnde) **Valenz** der Faktoren (Gene).

Castel, der im besonderen mit Nagern (also einem in seiner genotypischen Reinheit, seiner Homozygotät, vielfach zweifelhaften Material) arbeitet, u. a. glauben eine verschiedene Intensität und damit auch eine verschiedene gegenseitige Wertigkeit („Valenz") der eigenschaftsbedingenden Faktoren annehmen und damit verschiedene, anscheinend den Regeln widersprechende Spaltungserscheinungen und Zahlenverhältnisse erklären zu können und zu sollen. Wir werden bei Gelegenheit der Besprechung der Geschlechtsvererbung nochmals diesen Punkt berühren (S. 157). Eine zwingende Veranlassung zu solcher Annahme besteht nicht. Und man muß W. Johannsen durchaus beipflichten, wenn er sagt, es sei auf alle Fälle eine sehr gefährliche Sache, „gewissermaßen in Verzweiflung über die Kompliziität der Erscheinungen so starke Modifizierungen der Auffassung über die „Einheiten" der Vererbung einführen zu wollen. Denn sie würden ja den ganzen Sinn des „Mendelismus" in Abrede stellen und in folgeunrichtiger Weise die alte Lehre von einer kontinuierlichen Verschiebung der Natur der Biotypen stützen."

Ein weiteres neues Erklärungsprinzip ähnlicher Art glaubt auch A. v. Tschermak an Hand verschiedener Ergebnisse reziproker Kreuzungen (S. 122 Anm. 5) von Hühnerrassen aufstellen bzw. begründen zu können, — die Theorie der **Anlagenschwächung** oder **„Genasthenie":** Er glaubte sich die teilweise oder gänzliche Umkehrung der Spaltungsverhältnisse, das Verschwinden stammelterlicher Merkmale bei reziproken Kreuzungen durch eine Abschwächung („Valenzminderung") bestimmter Faktoren (Gene) in der hybriden Befruchtungszelle, in der F_1-Heterozygote, erklären zu sollen: die Faktoren, in denen zwei gekreuzte Formen sich unterscheiden, seien in der befruchteten Keimzelle (aus der F_1 entsteht) einfach vertreten und verharrten nun dort in abgeschwächtem, gewissermaßen „unbefruchtetem" Zustande, während die zweifach (von beiden Seiten, also homozygot) vertretenen Faktoren eine Befruchtungsverschmelzung eingingen (zum Beispiel **A B C** — a b **C**). Dieser haplogametische Zustand soll nun die „Valenz" der Gene gefährden oder doch so bedeutend abschwächen können, daß sie in F_1 oder auch einer Reihe von Generationen nicht in Erscheinung zu treten vermögen, besonders so lange sie einfach vertreten sind. Wie weit das geschieht, hängt von den „Beeinflussungstendenzen" und der „absoluten Widerstandsfähigkeit" des einzelnen Faktors ab (besonders vom „Fremdheitsgrade" des Sexualmilieus). Wie weit eine solche „Genasthenie" auch nach Herstellung des homozygoten Zustandes anhält, sei bis heute nicht zu entscheiden.

Durch diese Erklärungsweise erhielte jedes angebliche „Nichtmendeln", jedes Verschwinden bestimmter Merkmale der Elternform, erhielten auch die schrittweisen Übergänge vom „Mendeln" zum „Nichtmendeln" ihre Erklärung. Das Mendeln, also der alternative Vererbungsmodus, erschiene als allgemein gültig, nur könnte extreme Genasthenie den äußeren Anschein einer Ausnahme erwecken, innerlich bzw. faktorisch erfolgte aber auch in diesen Fällen Spaltung.

Die Theorie der Genasthenie[1]) befände sich also durchaus im Einklang mit den Grundsätzen der Mendelschen Lehre, auch mit der Besitz-Mangel-(Presence-Absence-)Theorie. Durch die Theorie der „Genasthenie" würde dann auch das Vorkommen gewisser latent veranlagter, sog. „Kryptomerer" (nach A. v. Tschermak) Formen verständlich, die bestimmte Faktoren, ohne daß diese sich äußern, führen; eine solche Inaktivität könnte durch nachdauernde „Genasthenie" erklärt werden. „Genasthenie" käme aber auch als Quelle von anscheinendem „Atavismus" oder

[1]) Sie bezieht sich zunächst auf Fälle von zwei- oder dreifaktorieller Verschiedenheit. (Biolog. Zentralblatt, Bd. 37, Nr. 5. 1917.)

anscheinender „Mutation“ in Betracht. Nach der Theorie von der „Genasthenie“ hätte die Mendelsche Abspaltung homozygoter Formen gewissermaßen die Bedeutung eines „biologischen Schutzes“ gegen weitere Gefährdung der „Genvalenz“; und die Kreuzung hätte nicht bloß „anreichernde“, sondern auch „ausmerzende“ Bedeutung für die Formen.

Hybridogene „Genasthenie“ könnte aber auf dem Wege der Kreuzung durch „Genvalenz“-Beeinträchtigung eines krankmachenden Faktors auch pathologische Anlagen zum Verschwinden bringen und in dieser Weise von größter Wirkung sein.

Wie man sieht, eine Theorie bzw. ein Erklärungsprinzip von weitausgreifender Bedeutung, — wenn deren experimentelle Grundlagen einwandfrei und umfangreich genug wären. Leider ist das aber auch für die Ergebnisse der heute vorliegenden, von A. v. Tschermak zur Begründung der Theorie herangezogenen reziproken Kreuzungen, welche Einwände bzw. andere Deutung zulassen, nicht zutreffend, worauf u. a. auch R. Walther gelegentlich nachdrücklich hinweist [1]).

Auf keinen Fall dürfen wir vergessen, daß wir in all diesen Dingen erst im Beginne der Erkenntnis stehen und diese Verhältnisse vor allem für unsere Haustiere vorläufig noch viel zu wenig geklärt sind, um, soweit sie nicht an sich bei Gelegenheit der Behandlung der Geschlechtsvererbung noch eingehender zur Sprache kommen, hier mit Vorteil noch ausgedehntere Darstellung zu finden.

Ein hier einschlägiges Ergebnis neuzeitlicher Forschung mag aber in zusammenfassender Darstellung noch Platz finden:

Zur Deutung mancher bei Tierexperimenten auftretender Erscheinungen, die sich nicht befriedigend im Sinne der Gesetzmäßigkeiten der alternativen Vererbung deuten lassen, manchmal selbst unter Heranziehung von Hilfshypothesen, glaubt Haecker einen neuen Weg weisen zu können [2]), und zwar **auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage:**

Haecker hat eine erhebliche Anzahl von Merkmalen, die teilweise auch schon Gegenstand des Vererbungsexperimentes gewesen sind, in ihrer Entwicklungsfolge beobachtet und daraus eine **neue Vererbungsregel** aufgebaut: Merkmale mit einfach verursachter, frühzeitig autonomer Entwicklung weisen klare Spaltungsverhältnisse im Sinne der Mendelschen Vererbungsregeln auf. Merkmale mit komplexverursachter, durch Korrelationen gebundener Entwicklung zeigen häufig die Erscheinung der unregelmäßigen Dominanz und der Kreuzungsvariabilität sowie ungewöhnliche Zahlenverhältnisse.

Haecker unterscheidet hierbei besonders die Merkmale in zwei Gruppen, die auf Wachstumsvorgängen beruhen: in Merkmale, denen autonome, und zwar rhythmische oder sonstwie einfachere Wachstumsverhältnisse zugrunde liegen; diese weisen übersichtliche Spaltungsverhältnisse auf. Merkmale dagegen, bei deren Entstehung mehrere mesenchymatische (dem mittleren Keimblatt entstammende; vgl. S. 19/20) Formationen eine bestimmende oder stärker komplizierende Rolle spielen, zeigen durchschnittlich unklare Spaltungsverhältnisse **(Epidermis-Mesenchymregel).**

Um „ausgesprochen rhythmische und deshalb verhältnismäßig einfache Wachstums- und Differenzierungsvorgänge, die sich an morphologisch wohl abgegrenzten Epithelbildungen abspielen und daher auch einen hohen Grad von Autonomie aufweisen“, handelt es sich z. B. bei den Farbenunterschieden der Säuger. Von den Abzeichen ist nach Haecker die primäre Längsstreifung (bei den Frischlingen, Fleckreihen bei der Zibetkatze, Aalstrich bei

[1]) Zeitschr. f. Ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre XX, 2, S. 173/175.

[2]) Haecker: Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena 1918. Vgl. auch: K. Keller: Über die Bedeutung der Mendelschen Vererbungslehre in der praktischen Tierzucht nach dem derzeitigen Stande der Wissenschaft. Vortrag. Sonderabdruck. Wien 1919.

Rind, Ziege) ein schon auf sehr frühen Stufen der Entwicklung zur Ausbildung gelangendes Merkmal, dem ein autonom-epidermaler Prozeß zugrunde liegt. Die Ausbildung dieser Zeichnung ist durch die tiefer liegenden mesenchymatischen Gewebe nur wenig beeinflußt. Darum auch das typische Auftreten und die zähe Überlieferung dieses Merkmals, die der Mendelschen Spaltungsregel folgt. Bei der Scheckung der Säuger, die nach Haecker dadurch zustande kommt, daß in der Umgebung einer bestimmten Anzahl paariger Hautzentren[1]) bei fortschreitender Pigmentbildungsschwäche das Pigment besonders zähe festgehalten wird, beruht jedoch nicht, wie die primäre Längsstreifung, auf autonom-epidermalen, sondern auf wesentlich komplizierteren Wachstumsverhältnissen. Hier spielt nicht allein ein besonders gearteter Chemismus, sondern auch die Funktion einer veränderlichen Größe, nämlich des Abstandes der einzelnen Zellen von den genannten Hautzentren, eine ausschlaggebende Rolle. Aus dieser komplizierten Ursache ergibt sich nach Haecker auch das in der Vererbung so variable Verhalten der Abzeichen und Scheckzeichnungen der Säuger.

Von den Merkmalen, die in der Hauptsache mesenchymatischen Ursprungs sind, beruht nach Haecker u. a. die Körpergröße, soweit bekannt, bei den Tieren im allgemeinen auf ungleicher Vermehrungstätigkeit der Zellen bei konstanter Zell- und Kerngröße. Regulierende Einflüsse, wie Hormone, spielen dabei eine bedeutsame Rolle. Es handelt sich hier um ein Zusammenwirken sehr komplexer Wachstumsmechanismen und Stoffwechselbeziehungen, womit die verwickelten und unübersichtlichen Erblichkeitsverhältnisse der Körpergröße in Beziehung stehen. So glaubt Haecker für den Menschen nur an das Bestehen zweier extremer Typen, die nach seinen Erfahrungen ein einigermaßen konstantes Verhalten in der Erblichkeit zeigen. Wie die Körpergröße, so wäre auch die ganze Formgestaltung des Tierkörpers und die Ausbildung seiner Organe durch den Einfluß des Mesenchymwachstums bestimmt, und die in Betracht kommenden Entwicklungsmittel sind sehr komplexer Art. Haecker dehnt diese entwicklungsgeschichtlichen Vererbungsregeln auch auf die Vererbung von Krankheiten aus.

Bezüglich der Entstehungsursachen der für die landwirtschaftliche Tierzucht bedeutungsvollen Merkmale und Eigenschaften hätten wir, worauf K. Keller bei Besprechung dieser entwicklungsgeschichtlichen Regeln Haeckers hinweist, festzustellen, daß hier bei der Mehrzahl sehr komplexe entwicklungsgeschichtliche Entstehungsursachen angenommen werden müßten. So vor allem für zahlreiche Formcharaktere, für das Größenwachstum, für die Organausbildung, im besonderen auch für die Entwicklung der Milchdrüsen. Es handelte sich hier um Eigenschaften, die eigentlich Merkmalskomplexe darstellten, für die ein Zutreffen der Mendelschen Regeln nicht zu erwarten sei.

Die Bedeutung der Mendellehre in ihrer allmählichen Auswertung für die praktische Tierzucht, nicht allein als hochbedeutsames Erklärungsprinzip und für die Erzüchtung und Wegzüchtung bestimmter entwicklungsgeschichtlich einfach verursachter Merkmale, sondern auch zur allmählichen Gewinnung von Anhaltspunkten bei der Paarung für die Hochzüchtung der Hauptwirtschafts- und Nutzungseigenschaften, wäre damit weitgehend eingeschränkt und teilweise überhaupt in Frage gestellt.

Die Wahrheit liegt nun, um unseren Standpunkt in dieser Frage gleich hier kurz zu kennzeichnen, aller Wahrscheinlichkeit nach, wie so häufig in derartigen Fragen, auf dem Wege der goldenen Mitte.

Je komplizierter die zusammenwirkenden Entstehungsursachen eines Merkmales sind, desto größer werden auch Möglichkeit und Wahrscheinlichkeit erheblicher und vielfältiger Abweichungen in der endlichen Ausbildung desselben auch bei einheitlicher Ausgangsgrundlage im allgemeinen sein; zunächst wird aber das fragliche Merkmal zweifellos doch durch eine im Keimplasma, in der Keimzelle, gelegene Grund- und Anfangsursache, durch das oder die betreffenden

[1]) Die Zentren liegen gewöhnlich in der Nähe hochkomplizierter Organe: Auge, Ohr, Schulterblatt, Kreuzbein.

Gene innerhalb der genotypischen Gesamtkonstitution bedingt sein, welche vererblich und in ihrem Verhalten den allgemeinen Vererbungsregeln unterworfen sind. Eine grundlegende vererbliche Reaktionsnorm nach der jeweils fraglichen Richtung (Merkmal, Eigenschaft) ist also gegeben; da es sich aber in solchem Falle in der Folge um eine Kette sich gegenseitig bedingender bzw. in verschiedenster Art beeinflußender Reaktionen handelt, so wird, zumal bei starker Unterschiedlichkeit der umgebenden Lebensbedingungen, die Modifikationsbreite, d. h. die äußerlich in Erscheinung kommende Verschiedenheit in der Ausbildung des Merkmals, eine sehr bedeutende sein müssen.

Haecker legt somit wohl etwas zu einseitig Gewicht auf die entwicklungsmechanischen Vorgänge und Einflüsse, welche die an sich in der Erbanlage, in der Keimzelle, erblich festgelegten, aber in der Folge durch komplexe Entstehungsursachen bei der Entwicklung bedingten körperlichen Merkmale, d. h. deren Modifikationsbreite und damit die Stellung des Einzelindividuums hinsichtlich der betreffenden Eigenschaft innerhalb derselben, sehr erheblich beeinflussen können; unter Umständen so erheblich, daß die Erscheinungen der Mendelschen Regeln, auch wenn sie Gültigkeit haben, im Einzelfalle nicht mehr erkennbar sind, sondern verwischt werden. Daß die Gesetzmäßigkeit in besonderen Fällen, in denen es sich um Körperteile und -merkmale handelt, deren Entwicklungsmittel so komplexer Art sind, wie z. B. die der menschlichen Nase, die von Haecker besonders als Beispiel erwähnt ist, unter Umständen völlig unkenntlich wird, ist wohl begreiflich. Daß jedoch auch hier, wie schon angedeutet wurde, bedingende vererbliche Grundursachen, Faktoren innerhalb der genotypischen Konstitution, grundlegende vererbliche Reaktionsnormen von vornherein vorhanden sind, die eben auch den in der organischen Natur allgemein-gültigen Vererbungsgesetzen folgen und bei gleichheitlichem Ein- und Zusammenwirken der Umgebungsbedingungen gleichheitliche Endreaktionen, d. h. eine gleichheitliche Ausbildung des fraglichen Merkmales als Endergebnis zeitigen, beweist die häufig beobachtete frappierende Ähnlichkeit gerade der Gesamtnasen-, aber auch der Ohren-, Kinn- und Mundbildung usw. beim Menschen zwischen Kindern, Eltern, Voreltern und sonstigen Verwandten. Und daß übrigens auch komplex-verursachte Körpermerkmale, wie die Größe bzw. Wüchsigkeit, dem alternativen Vererbungsmodus folgen, darauf weisen die Ergebnisse der Goldschmidtschen Versuche (Entenkreuzungen), aber auch die täglichen Beobachtungen aus der praktischen Tierzucht hin, die uns zeigen, wie manche körperliche Merkmale sich typisch dominant oder rezessiv verhalten, und wie bei Kreuzungen an Hand der vor sich gehenden Spaltungen alle möglichen Kombinationen der verschiedensten, auch komplex-verursachten Körpermerkmale zu beobachten sind. Kombinationen, die schließlich auch rein (konstant) zu züchten sind, wie das die Rassenbildung in der Geschichte der Tierzucht deutlich erweist. Zweifellos verwischen aber die bei der individuellen Entwicklung für verschiedene Merkmale in Frage kommenden komplexen Ursachen das Bild, wie zugegeben werden muß, nicht selten so sehr, daß die Erkennung bestehender erblicher Unterschiede und vor allem der Gesetzmäßigkeiten, denen sie in ihren Erbgrundlagen folgen, oft unmöglich wird bzw. an die extremsten diesbezüglichen Unterschiede gebunden ist. An den grundlegenden Erkenntnissen, die uns die Mendellehre gebracht hat, und ihrer Verwertung für die neuzeitliche Begriffsbildung in der Tierzucht, an unserer Auffassung des im allgemeinen oder hauptsächtich in der Natur herrschenden Vererbungsmodus sowie den daran sich anknüpfenden Vorstellungen und Schlüssen für die Gestaltung der Haustierzucht ändern jedoch auch diese Feststellungen nichts.

Es ist aber auf alle Fälle ein hoch anzuschlagendes Verdienst Haeckers, an Hand seiner ausgedehnten Forschungen auch auf die hinsichtlich vieler und besonders wirtschaftlich wichtiger Merkmale nicht zuletzt gerade aus den entwicklungsmechanischen Vorgängen der Erkenntnis der Gesetzmäßigkeiten der Vererbung erwachsenden Schwierigkeiten hingewiesen zu haben. Die die organische Natur beherrschenden Grundgesetze der Vererbung der die Merkmale bedingenden Grundursachen werden aber durch die Kompliziertheit der Ausgestaltungs-

vorgänge zahlreicher körperlicher Eigenschaften nicht berührt, — die Gesetzmäßigkeit ist in solchem Falle nur dem beschränkten menschlichen Erkenntnisvermögen unter Umständen bis zur Unkenntlichkeit verschleiert.

h) Die verschiedenen Versuche, die **Spaltungserscheinungen** an der Hand der **Chromosomen-Bewegungen bei der Reduktionsteilung zu erklären,** mögen hier, als noch nicht voll geklärt und vorläufig stark hypothetisch, gleichfalls außer Betracht bleiben [1]). Nur so viel mag erwähnt sein, daß die im Vererbungsexperiment beobachteten Spaltungen und die Erscheinungen bei den Reifeteilungen wohl in Übereinstimmung sind und sich gegenseitig ergänzen. Die Einzelheiten der Reifeteilungen werden ja erst voll verständlich, wenn man in ihnen eine Einrichtung zu allen möglichen Kombinationen der Erbfaktoren sieht, und logischerweise müssen den nach dem Mendelschen Schema äußerlich in Erscheinung tretenden Spaltungen doch auch bewirkende Vorgänge in den Keimzellen entsprechen.

Mendelnde Eigenschaften.

Die Merkmale und Eigenschaften, deren „Verursacher", deren Gene im Erbgange dem Mendelschen, dem „alternativen" Modus, folgen, können morphologischer (Form-, Stellungs- und Entwicklungscharaktere der Organe), physiologischer [2]) (Wachstums-, Bewegungs- und Stoffwechseleigentümlichkeiten), psychologischer (Instinkte, geistige Fähigkeiten), qualitativer und quantitativer Natur sein; auch rein chemisch-physikalische [2]) (Farben, Inhaltskörper u. dgl.)

---

[1]) Wer sich für diesen Gegenstand näher interessiert, findet eine entsprechende Zusammenstellung hierüber und entsprechende Literaturhinweise in den Handbüchern der Vererbungslehre und in der „Züchtungsbiologie" des Verfassers S. 199/207.

[2]) v. Caron (Vererbung äußerer und innerer Eigenschaften: Berlin, Paul Parey, 1916; vgl. dazu auch: v. Caron, Die Grundlagen der Vererbung. Sonderabdruck aus Beiträge zur Pflanzenzucht. Heft 5. Paul Parey, 1920) hat neuerdings auf Grund seiner Weizenkreuzungen behauptet, die Vererbung der „äußeren" Eigenschaften erfolge nach den Mendelschen Regeln, die der „inneren" richte sich nach besonderen Gesetzen, und seine Anschauungen an Hand der sog. „Elektronentheorie" zu erklären versucht. Ohne auf die Schwierigkeit einer Scheidung „innerer" und „äußerer" Eigenschaften, welch letztere ja sicher vielfach nur den Ausdruck der „inneren" bilden, näher einzugehen, mag nur erwähnt sein, daß Darstellung und wissenschaftliche Belege in der an sich interessanten Arbeit v. Carons nicht als beweisend genug anerkannt werden können, um derartig weitgehende verallgemeinernde Behauptungen hinsichtlich der Vererbung „innerer" Eigenschaften zu rechtfertigen; aber auch vor allem nicht bindend genug, um die wissenschaftlich begründeten, derzeit vorliegenden Beweise für das Vorkommen Mendelscher Vererbung bei sog. „inneren" bzw. physiologischen Eigenschaften zu widerlegen. Um so mehr, als es sich bei den Versuchen von v. Carons um eine Eigenschaft — die Backfähigkeit des Weizens — handelt, die von dem Klebergehalte nach Qualität, Quantität, Zahl der beteiligten Kleberstoffe usw., also von zahlreichen nicht geklärten Einflüssen, abhängig ist und somit für die Beobachtung im Sinne der Ermittelung bindender Vererbungsregeln oder Gesetze für die „inneren" Eigenschaften derzeit nicht verwendbar erscheint.

Aber auch wenn es sich, was unseres Erachtens sogar nicht unwahrscheinlich ist, zeigen sollte, daß eine Anzahl von besonderen physiologischen Eigenschaften, zumal bei Pflanzen, nicht von „Erbeinheiten" in dem in unseren bisherigen Ausführungen gedachten Sinne bedingt sind, sondern vielleicht nur von bestimmten, im Keimplasma festgelegten allgemeinen Stoffwechselrichtungen begründet werden und deshalb auch im Erbgange etwa nicht den Mendelschen Regeln folgen, so ändert das nichts an der Tatsache, daß diese für eine mehr oder minder große Anzahl auf dem Vorhandensein von „Erbeinheiten" fußender physiologischer Eigenschaften doch zutreffen. D. V.

Eigenschaften unterliegen dieser Vererbungsart, wie die Beobachtungen von Pearl und Bartlett bezüglich der chemischen Merkmale von Maiskörnern bei Kreuzung von zucker- und stärkehaltigen Maisrassen zeigen. Auch Krankheitsanlagen werden, wie uns das im besonderen vom Menschen bekannt ist, nach den Spaltungsgesetzen vererbt.

Bei Pflanzen und niederen Tierformen, aber auch bei Wirbeltieren, im besonderen bei den Haustieren und erstlich auch beim Menschen sind schon eine große Anzahl „mendelnder" Charaktere festgestellt und teilweise auch auf die bedingenden Erbeinheiten und ihr Verhalten im Erbgange untersucht. Zunächst handelt es sich — als leicht verfolgbar — meist um Farben-, dann um Zeichnungs- und Formmerkmale, aber auch eine ganze Anzahl physiologischer und pathologischer Charaktere sind schon eingehenderer Untersuchung unterstellt. Eine Anzahl von Fällen haben wir ja bereits beispielsweise kennengelernt.

Ein weiteres Beispiel weitgehender Aufklärung des Verhaltens der verschiedenen Farbencharaktere bei einer Tierart bieten die Untersuchungen A. R. Walthers über **Pferdefarben** und die ihnen zugrunde liegenden Erbeinheiten. Die grundlegenden Ergebnisse dieser Untersuchungen mögen in Kürze hier Platz finden:

R. A. Walther stellte nach seinen Untersuchungen folgende Faktoren auf, welche die Pferdefarben bedingen:

1. Grundpigment:	dominant:	Gelbes Pigment (A);
	rezessiv:	Rotes Pigment (a).
2. Schwarzes Pigment (epistatisch zu 1):	dominant:	Schwarzes Pigment vorhanden (B);
	rezessiv:	Schwarzes Pigment fehlt (b).
3. Braun-Rapp-Zeichnung:	dominant (?):	Das unter 2 genannte schwarze Pigment tritt in der Form der Braunzeichnung, also den Körper nur teilweise bedeckend, auf (C);
	rezessiv (?):	Das unter 2 genannte schwarze Pigment tritt in der Form der Rappzeichnung, also den Körper vollständig bedeckend, auf (c).
4. Schimmelzeichnung (epistatisch zu 1 und 2):	dominant:	Schimmelzeichnung (auf pigmentierter Haut stehen zwischen den pigmentierten Haaren untermischt weiße Haare) (D);
	rezessiv:	Nichtschimmel (diese weißen Haare fehlen) (d).
5. Scheckzeichnung (epistatisch zu 1, 2 und 3):	dominant:	Es treten am Körper Stellen auf, die auf unpigmentierter Haut unpigmentierte Haare tragen (Abzeichen rechnen nicht hierher!) (E);
	rezessiv:	Nichtscheckung (solche unpigmentierte Haarstellen fehlen) (e).
6. Schabrackenscheckung-Tigerzeichnung (epistatisch zu 1, 2 und 3):	dominant:	Schabrackenscheckung - Tigerzeichnung vorhanden (F);
	rezessiv:	Nicht-Tigerung (f).

Pferde, die nur A enthalten, sind „Isabellen"; Füchse enthalten nur a (sie sind alle aa, könnten also miteinander gepaart nur wieder Füchse erzeugen), bei Rappen wird das Grundpigment verdeckt.

Rappen können natürlich BB und Bb sein, auch Braune können natürlich Bb und BB führen, doch ist deren Wirkung durch C von schwarz in braun modifiziert.

Rappen (BB × BB oder Bb × Bb oder BB × Bb) dürfen somit miteinander niemals „Braune“, sondern nur Rappen oder Füchse erzeugen.

Die homozygoten Braunen (CC) werden miteinander immer Braune, mit andersfarbigen Eltern niemals Rappen erzeugen müssen. Bei Kreuzung heterozygoter Brauner (Cc) müßten 3 Braune : 1 Rappe entstehen.

Alle Schimmel müssen, falls die Schimmelzeichnung nach der gemachten Annahme von einem eigenen Faktor bewirkt wird, natürlich von einem Elter, der im Besitz dieses Faktors ist, abstammen.

Der bekannte Araberschimmel „Amurath“ in Celle hat mit Nichtschimmelstuten unter 600 Fohlen ausnahmslos Schimmel erzeugt; er muß also homozygot (DD) gewesen sein, von beiden Eltern D erhalten haben, d. h. von zwei Schimmeln abstammen, was tatsächlich der Fall war. Aus der Paarung heterozygoter Schimmel (Dd × Dd) werden natürlich auch Nichtschimmel fallen, welche die Schimmelzeichnung nicht vererben können, da sie dd sind.

Nach A. R. Walthers Studien und der Zusammenstellung Th. Römers würden sich die verschiedenen Erbformeln für die einzelnen Pferdefarben (bezüglich der nach ihrer äußeren Wirksamkeit bekannten Faktoren) folgendermaßen darstellen:

Füchse:	aa bb cc dd; aa bb cC dd; aa bb CC dd.
Isabellen:	AA bb cc dd; AA bb Cc dd; AA bb CC dd. Aa bb cc dd; Aa bb Cc dd; Aa bb CC dd.
Rappen:	AA BB cc dd; Aa BB cc dd; aa BB cc dd. AA Bb cc dd; Aa Bb cc dd; aa Bb cc dd.
Braune:	aa BB CC dd; aa BB Cc dd. aa Bb CC dd; aa Bb Cc dd.
Falben:	AA BB CC dd; AA BB Cc dd; AA Bb CC dd; AA Bb Cc dd. Aa BB CC dd; Aa BB Cc dd; Aa Bb CC dd; Aa Bb Cc dd.

Arbeiten nach der Art der Waltherschen führen dem Tierzüchter die Gesetzmäßigkeiten der alternativen Vererbung klar und eindringlich vor Augen.

Wie weit bei verschiedenen Pferdeschlägen etwa noch besondere Verhältnisse vorliegen und die von Walther aufgestellten Erbeinheiten bzw. Erbformeln für die einzelnen Farben diesbezüglich noch einer Berichtigung oder Ergänzung bedürfen, muß die Zukunft lehren. Jedenfalls lassen sich, wie sich für angebliche Ausnahmen bisher schon gezeigt hat, die meisten solcher Fälle nach Ausmerzung von Fehlern in den Herdebüchern, Aufklärung von Irrtümern usw. zwanglos an Hand der Mendelschen Regeln und der jetzt vorhandenen Analysen erklären.

Von körperlichen Merkmalen soll sich beim Pferd u. a. das abhängige Kreuz des Belgiers dominant gegenüber dem gut gerichteten verhalten [1]. Der Schrittgang des Pferdes soll nach Bateson [2] eine durch einen physiologischen Faktor bedingte mendelnde Eigenschaft darstellen. Robertson glaubt die durch bestimmte Muskel- und Nervenbeschaffenheit bedingte Rennfähigkeit ebenfalls durch zwei oder mehr physiologische Faktoren veranlaßt.

Bei **Rindern** liegt vor allem eine Anzahl von Beobachtungen über das erbliche Verhalten der Haarfarbe vor: Die Farben [3] der Shorthorns sollen nach den Feststellungen Wilsons im Erbgange streng den Mendelschen Regeln folgen. Nach den Beobachtungen Kiesels [4] verhält sich bei Kreuzung von scheckigen Simmentalern mit einfarbigen Limpurgern, die Scheckfarbigkeit unvollkommen dominant. Bei Kreuzung von einfarbig graubraunem Gebirgsvieh (Allgäuern, Schwyzern) mit den rotgelben Murnau-Werdenfelsern tritt nach den von Kronacher und Süßkind in den Viehbeständen verschiedener Gemeinden des Murnauer Gebietes angestellten Beobachtungen in F_1 eine durchschnittlich intermediäre (Misch-) Farbe auf. In F_2 sind deutlich Abspaltungen von „gelb, rot“ und „Grau“ neben mischfarbigen Tieren festzustellen. Bei Kreuzungen von roten Harzer Bullen mit schwarzbunten Niederungskühen verhalten sich Schwarz [5] und Einfarbigkeit dominant. Bei Kreuzungen von hornlosen Aberdeens und Galloways mit den gehörnten Shorthorns

---

[1]) Zeitschrift für Gestütskunde. 1917, Nr. 1.

[2]) Trotting and pacing. Science. 1907.

[3]) Weiß, Rot (mit oder ohne weiße Abzeichen), Roan (Rotschimmel).

[4]) Zeitschr. f. Indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 10. S. 269.

[5]) Wie weit hier die teilweise beobachtete unvollkommene Dominanz etwa auf das ja vielfach mögliche Vorhandensein eines Rot-Faktors auch bei den betreffenden schwarzbunten Tieren zurückzuführen ist, müßte ausgedehnteren Beobachtungen und Untersuchungen überlassen bleiben.

hat sich im allgemeinen [1]) Hornlosigkeit dominant über den Besitz von Hörnern erwiesen. Wilson hält auch die Körpergröße beim Rind in zwei extremen Ausbildungen (Groß und Klein) für eine mendelnde Eigenschaft (vgl. S. 126 Abs. 2). Die Milchergiebigkeit, im besonderen die Milchmenge, ist nach den bisherigen Beobachtungen vermutlich eine polymere (homomere) (S. 120), d. h. eine durch eine Anzahl gleichsinnig wirkender Faktoren veranlaßte Eigenschaft. Für die verursachenden Bedingungen des Milchfettgehalts sind noch gar keine verwertbaren Anhaltspunkte gewonnen. Nach den Beobachtungen Wilsons bei den bekannten Kreuzungsversuchen (in Tranekjaer) zwischen dänischem Rotvieh und Jerseys erscheint der den Fettgehalt bedingende Faktor oder die bedingenden Faktoren unabhängig von den die Milchmenge beeinflussenden; die F_1-Tiere zeigen bezüglich des Fettgehalts intermediäre Stellung. Auf diese gegenseitige Unabhängigkeit der die qualitative und quantitative Leistung verursachenden Erbgrundlagen weist ja auch schon der sehr verschiedene Fettgehalts bei Rassen mit quantitativ durchschnittlich sehr erheblichen Leistungen hin.

Bei **Schweinen** hat sich nach den ausgedehnten Versuchen [2]) von Kronacher und anderen Beobachtungen das Weiß des deutschen Edelschweines, aber auch des reinen veredelten Landschweines voll dominant über das (rote) Pigment des bayerischen Landschweines erwiesen. In F_2 tritt Spaltung auf, wobei ein offenbar beim bayerischen Landschwein verschiedentlich versteckt vorhandener („hypostatischer" S. 115/116) Schwarzfaktor zutage tritt (vgl. Fig. 45). Nach Frölich [3]) ist das Weiß des deutschen Edelschweines auch dominant gegenüber dem Schwarz des kaukasischen Wildschweines. Hink berichtete darüber, daß sich auch das Rot der Tamworth rezessiv gegenüber dem Weiß der Yorkshires (weißes Edelschwein) verhält [4]). Auch das Schwarz der schwarzweißen hannoverschen Landschweine erweist sich nach Kronachers Versuchen und Beobachtungen rezessiv gegenüber dem Weiß des deutschen Edelschweins. Bei Kreuzung von Edelschweinen und (schwarzen) Cornwalls tritt nach den Versuchen Kronachers (vgl. S. 100) in F_1 eine intermediäre blaugraue Färbung in allerverschiedenster Ausdehnung über den Körper auf, in F_2 erfolgt Spaltung (vgl. S. 100). Die Ohrbildung (wie überhaupt verschiedentlich die Bildung bestimmter Körperteile) verhält sich nach K.'s Versuchsbeobachtungen bei Kreuzungen zwischen deutschen Edelschweinen und bayerischen Landschweinen im allgemeinen intermediär.

Über das Verhalten verschiedener körperlicher Merkmale im Erbgange bei **Schafen** hat in letzterer Zeit Adametz wertvolle Untersuchungen [5]) veranstaltet, und zwar über die Vererbung von Rassenmerkmalen der Karakuls in Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets: Hiernach ist die diesem bocharischen Fettschwanzschafe eigentümliche Lockenbildung am Lammvliese ein streng erbliches Merkmal, das sich bei Kreuzung unvollkommen dominant erweist und im Erbgange den Mendelschen Regeln folgt. Für die Auslösung der Karakullocke scheinen mehr als zwei gleichsinnig wirkende Faktoren (Polymerie, S. 120) bedingend zu sein. Über Vererbung der Haarfarbe bei Karakuls, bei denen Schwarz (Arabi, von denen die wertvollen Persianerfelle stammen), Braun in verschiedensten Abtönungen und Grau (Schiras) in verschiedenen Abstufungen vorkommt (bevorzugt bei der Zucht ist die schwarze Farbe), hat Adametz Folgendes festgelegt: Das meist homozygote Schwarz [6]) der Karakuls verhält sich dominant gegenüber dem Weiß der Rambouillets, aber auch dominant gegenüber dem Weiß zahlreicher anderer Schafrassen, wie der Zackelschafe, Kärntner Landschafe, Rhönschafe, schottischen Schwarzgesichtsschafe, der Leicesters u. a. Das Schwarz der Karakuls, aber auch ihrer Kreuzungen mit Rambouillets, ist auch dominant über das auch meist homozygote Braun. Grau erweist sich als dominant über Braun und Schwarz. Die Karakuls führen neben dem Schwarzfaktor in der Regel auch verborgen („cryptomer" oder „latent") einen („hypostatischen") Braunfaktor. Die zur Kreuzung benutzten Rambouillets führen offenbar das Braun gleichfalls, das aber wegen gleichzeitiger Anwesenheit eines die Pigmentbildung hemmenden [7]) Faktors bei ihnen

[1]) Vgl. Kronacher, Züchtungsbiologie. S. 185.
[2]) Noch größtenteils unveröffentlichte Versuche.
[3]) Journal für Landwirtschaft. Bd. 61.
[4]) Vgl. dazu Kronacher: Züchtungsbiologie S. 185, Anm. 8, bzw. Morgan nach Spillmann: Experimentalzoologie. 1909. S. 144/146.
[5]) Bibliotheca Genetica. Bd. 1. Leipzig 1917.
[6]) Im Gegensatz zu dem rezessiven Schwarz der Friesischen Schafe Hollands, der neuseeländischen Merinos, der von Davenport untersuchten usw.
[7]) Und zwar scheint der Hemmungsfaktor die Bildung des oxydativen Ferments, der Tyrosinase, zu unterdrücken, nicht aber die Entstehung der Farbgrundsubstanz, des Chromogens.

nicht in Erscheinung tritt. Die Ohrlänge ist bei den Karakuls stark wechselnd, die F_1-Generation bei den Rambouilletskreuzungen erscheint stark verschieden hinsichtlich der Ohrlänge, in F_2 und F_3 treten offenkundig Spaltungen auf; das Merkmal folgt also dem alternativen Vererbungsmodus. Die Ohrlänge scheint durch ein oder höchstens mehrere Gene beeinflußt. Die Anlage zu weißen Abzeichen wurde bei den Rambouilletskreuzungen sicher vererbt, und zwar nach den Mendelschen Regeln. Adametz nimmt zwei Faktoren an, einen für volle Abzeichenfreiheit (G) und einen zweiten (H), der bei schon vorhandener Neigung zur Abzeichenbildung diese verstärkt. Einfarbigkeit ist dominantes, Abzeichen sind rezessives Merkmal im Sinne Mendels. Abzeichen sollen besonders innerhalb der auf gute Pelzqualität gezüchteten edlen Herden häufig sein (Domestikationserscheinung bzw. durch Domestikationseinwirkung bedingte Mutation?). Ähnlich wie beim Pferd Füchse, scheinen beim Schaf die rotbraunen Tiere in verstärktem Maße zur Abzeichenbildung zu neigen, was gleicherweise für die graue Variation der Karakuls (Schiras) zu gelten scheint. Bei den Karakuls scheint ein stark-wirkender Erbfaktor für Abzeichen vorhanden zu sein. Die Fettschwanzbildung, welche Adametz ebenso wie die Karakullockenbildung für eine „Domestikations"-Mutation hält[1], wurde in ihrer Anlage bei den Kreuzungen streng nach den Mendelschen Regeln vererbt. Die Eigenschaft erscheint durch mehrere gleichsinnig wirkende Faktoren bedingt (J1, J2), es handelt sich also hier um einen sehr einfachen Fall von „Polymerie". Die spezifische Form des Karakulfettschwanzes, welche diesen von anderen Fettschwanzformen unterscheidet, glaubt Adametz bedingt durch besondere Gene, welche die besondere Verteilung des fettaufspeichernden Bindegewebes regulieren. Bei Rückkreuzungen treten Kreuzungsneuheiten (S. 116 ff.) in Form eines flachrübigen, bei den reinrassigen Karakuls nicht vorhandenen Fettschwanzes auf. Die S-förmige Schwanzbiegung der reinrassigen Karakuls ist ein scheinbar homozygotes, unvollkommen dominantes Merkmal gegenüber dem normalen Schwanz der Rambouillets und scheint veranlaßt durch einen Hemmungsfaktor. Auch die mit scheinbar normalem Schwanz versehenen Heterozygoten weisen vermutlich bei genaueren Untersuchungen Veränderungen des Schwanzes, wenn auch in geringerer Form auf. Manche der Karakuls vererben den Krummschwanz stärker als andere, was auf eine vermutliche Bedingung dieses Merkmals durch mehrere gleichsinnig wirkende Faktoren hinweist.

Bekannt sind auch die Beobachtungen Woods, nach denen sich die Hornlosigkeit der Suffolks (im männlichen Geschlecht) rezessiv gegenüber der Hornbildung der Dorsets erwies. Nach dem gleichen Autor ergaben schwarzgesichtige Suffolks in Kreuzung mit weißgesichtigen Dorsets gesprenkelte F_1-Individuen, während die F_2-Generation reine Weiße, reine Schwarze und weiter auch sehr verschiedenartig gesprenkelte Gesichter aufwies, also spaltete.

Bei **Ziegen** sollen u. a. nach Hink Kurzhaarigkeit über Langhaarigkeit dominieren, in F_2 Spaltung nach 1:3 auftreten[2]).

Bei **Hunden** wird von Lang Kurzhaarigkeit als fast völlig dominant über Langhaarigkeit angegeben.

Bei **Katzen** soll nach Bateson Schwanzverkümmerung, wie sie bei der Katze von Man bekannt ist, sich unvollständig dominant gegenüber normaler Schweifbildung verhalten.

Besonders eingehende, auf Haarfarbe, Haarbildung, Abzeichen, körperliche Eigenschaften wie Ohrform, Ohrlänge, Ohrhaltung, Körpergröße usw. sich erstreckende Untersuchungen liegen von seiten zahlreicher Forscher für die **Nager, Kaninchen, Meerschweinchen, Ratten** und **Mäuse** vor. Es muß hier auf die in den einschlägigen zahlreichen Originalarbeiten und den umfangreichen Werken über Vererbungslehre veröffentlichten Ergebnisse dieser Untersuchungen, besonders von E. Baur, Castel, Cuénot, Miss Durham, Hagedoorn, Plate, verwiesen werden. Einige dieser Versuchsergebnisse haben wir schon in früheren Ausführungen beispielsweise kennen gelernt.

Auch beim Geflügel, bei **Hühnern** und **Enten** sind schon eine Anzahl von Eigenschaften hinsichtlich ihres Verhaltens im Erbgange untersucht[3]). So hat

[1]) Das Wesen des Fettschwanzes ist reichentwickeltes Bindegewebe, das am oberen Teile des Schwanzes zwischen Haut und Schwanzwirbelsäule eingeschaltet ist und als Ablagerungsstelle für Fett dienen kann. Die Fettschwanzbildung stellt nach Adametz eine Anpassungserscheinung bzw., besser gesagt, eine sehr wichtige, zweckmäßige Eigenschaft für das Steppenleben dar.

[2]) Teilweise widerstritten.

[3]) Vgl. u. a. auch Kronacher: Züchtungsbiologie, Seite 187; Einzelheiten in den einschlägigen Originalarbeiten und den Lehrbüchern der Vererbungslehre.

Pearl im besonderen auch die Fruchtbarkeit der Hühner (vgl S. 37, 120) als ein, alternatives Merkmal, vermutlich bedingt durch eine Anzahl gleichsinnig wirkender Faktoren, festgestellt. Goldschmidt[1]) hat nach seinen Erdinger Versuchen die Wüchsigkeit bei Enten als eine in F_1 sich — mit Neigung zur geringeren Wüchsigkeit — intermediär verhaltende Eigenschaft angesprochen; ob sie durch einen oder mehrere gleichsinnige Faktoren bedingt ist, erscheint vorläufig fraglich.

Auch für den **Menschen** sind eine ganze Anzahl normaler Körpereigenschaften bei den verschiedenen Menschenrassen, aber auch zahlreiche pathologische Charaktere als dem alternativen, spaltenden Vererbungsmodus folgend (letztere teilweise geschlechtsbegrenzt), festgestellt worden.

Von einer noch weitergehenden vollkommenen übersichtlichen Zusammenstellung aller bis heute bei den kleinen, mittleren und großen Haustieren und beim Menschen vorliegenden Beobachtungen und Untersuchungen über das erbliche Verhalten bestimmter körperlicher, physiologischer und pathologischer Charaktere bzw. der bedingenden Erbeinheiten mußte an dieser Stelle schon mit Rücksicht auf den nach der Bestimmung des Buches verfügbaren Raum abgesehen werden. Andererseits ist eine solche Zusammenstellung einigermaßen bindenden Inhaltes angesichts der mit dem täglichen Fortschreiten der Untersuchungen noch andauernd statthabenden Änderungen und Ergänzungen derzeit noch schwer zu geben. Wir dürfen nicht vergessen, daß wir eben diesbezüglich gerade für die Haustiere erst am Anfange unserer Arbeit stehen. Den näher Interessierten verweisen wir auf die Lehr- und Handbücher der Vererbungslehre und der Züchtungsbiologie sowie vor allem auf die in den einschlägigen biologischen und Tierzucht-Zeitschriften usw. erschienenen und erscheinenden Sonderveröffentlichungen.

Die Analyse der mendelnden Eigenschaften bei den Haustieren wird sich nach Überwindung der ersten Schwierigkeiten nunmehr denjenigen körperlichen und physiologischen Eigenschaften zuwenden müssen, welche als „Nutzungseigenschaften" eine besondere wirtschaftliche Bedeutung haben, so beispielsweise der Groß- und Frohwüchsigkeit, der Milchergiebigkeit u. ä. Bedingend für den Erfolg bleibt hier neben der gewissenhaften Ausnutzung des brauchbaren Herdebuchmateriales die **Schaffung** genügend **groß angelegter** und mit reichen Mitteln ausgestatteter **Versuchsstätten** für die Forschung in **der Haustierbiologie** und **Haustierzucht** bei den bestehenden Tierzuchtinstituten. Ehe wir solche nicht besitzen, ist an ein energisches Vorwärtsschreiten der diesbezüglichen Untersuchungen nicht zu denken. Das angelegte, allerdings große Kapital würde sich bestimmt reichlich verzinsen, um so mehr, als sich ja mit den Vererbungsversuchen teilweise eine Reihe wichtiger anderer Versuche, Aufzucht-, Fütterungs-, Mästungsversuche u. ä. mehr, verbinden ließen.

Übermäßige Erwartungen auf einen schnellen Erfolg dürfen wir, das möge gleich hier bemerkt sein, angesichts der ungeheuren Schwierigkeiten auch nach Erreichung solcher Forschungsstätten nicht hegen.

Verbreitung des alternativen Vererbungsmodus.

Fälle, in denen bestimmte Merkmale nach wissenschaftlich einwandfreier Feststellung nicht dem alternativen Modus folgen, ohne daß

[1]) Zeitschrift f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. 1913. IX. S. 161/191.

eine anderweite befriedigende Erklärung für diese Ausnahmeerscheinung zur Hand ist, sind bis heute fast nicht bekannt geworden.

Eine Zeitlang wurde von zahlreichen Forschern angenommen, daß bei der Kreuzung von Varietäten und Rassen derselben Art eine **„konstant-intermediäre“ Vererbung** stattfinde.

Als häufigste Belege für die Richtigkeit der Vorstellung von dem Bestehen einer solchen „konstant-intermediären“ Vererbung, die ja auch in der **Tierzucht** bei der Kreuzung mehr oder minder weit entfernter Rassen eine geradezu ausschlaggebende Rolle spielte und zur Schaffung der sog. „Veredelungsformel“ $\left(\frac{0+1}{2}\right.$[1] $=$ Halbblut, $\frac{\frac{1}{2}+1}{2} = \frac{3}{4}$ Blut, $\left.\frac{\frac{3}{4}+1}{2} = \frac{7}{8}\right.$ Blut usw.$\Big)$ und damit zu falschen Voraussetzungen in der Zucht[2]) Veranlassung gab, wurden im besonderen zwei Fälle verwendet:

Die Vererbung der Hautfarbe bei den Mulatten (Weißer × Neger), die ihrer Färbung nach immer heller bzw. dunkler werden sollen, je mehr Weiße bzw. Neger sich wieder mit ihnen vermischen. Dann der Fall der Ohrlänge beim Kaninchen im Falle der Kreuzung von kurzohrigen mit langohrigen Rassen; hier erscheinen in F_1 und F_2 zahlreiche Fluktuationen um den Mittelwert der Eltern.

Davenport[3]) bzw. Lang haben aber gezeigt, daß diese Fälle bei Verwendung des Nilßon-Ehleschen Prinzipes mehrerer gleichsinniger Erbeinheiten für dasselbe Merkmal, des Prinzipes der Homomerie (vgl. S. 120), sich völlig in das Mendelsche Schema einreihen lassen; die auftretenden Spaltungen und Neukombinationen dieser gleichsinnigen Erbeinheiten bedingen eben, wie schon an anderer Stelle (S. 120) erwähnt wurde, eine Variationsreihe, in der die Mittelwerte sehr zahlreich sind.

In der praktischen Tierzucht hat in der letzten Zeit die Frage des Bestehens „intermediär-konstanter“ Rassenbastarde in der Schafzucht wieder besondere Bedeutung gewonnen:

In der deutschen Schafzucht hat bekanntlich ein nachdrückliches Streben nach vermehrter Erzeugung und Verwendung eines robusten, gut futterverwertungsfähigen Wollefleischschafes eingesetzt unter starker Betonung bester Ausbildung der für die Schlachtung besonders wertvollen Körperteile und Erstrebung hohen Schurgewichts bei gleichzeitigem Verzicht auf hohe Feinheitsgrade der Wolle bei der Züchtung.

Zu diesem Zwecke werden vielerorts aus Kreuzung von Merinoherden mit weißköpfigen englischen Fleischschafen entstandene Rassetypen nach Art der „Dishley-Merinos“ und der neuerzüchteten

[1]) 0 = Landrasse, 1 = Vollblut.

[2]) Wir werden hierauf auch noch bei Gelegenheit der Besprechung von „Reinzucht“ und „Kreuzung“ usw. in Abschnitt VI, erstes Kap. I, 2. 3, zurückkommen.

[3]) Auch die neueste Arbeit C. B. Davenports spricht dafür, daß es bei der Mulattenfarbe sich um regelrechte Spaltungen handelt. (Heredity of skin colour in nigro-white crosses. Washington 1913. Carnegie-Inst. of Wash. Vgl. auch Ref. von Weinberg im Archiv für Rassenbiologie, Bd. 11/4, S. 519—522.)

„Meles“ verwendet oder es werden Merinoherden mit Böcken genannter Zuchtrichtung gepaart.

Hierbei wird im besonderen behauptet (Thilo), daß der „intermediäre“, also die Mitte zwischen den Extremen der beiden Ursprungsrassen haltende Wollecharakter der aus Kreuzung von Merinos mit Leicester-Böcken unter nachfolgender Anpaarung der Kreuzungstiere hervorgegangenen „Meles“ bei der Weiterzucht im allgemeinen beständig sei; auch daß es bei Kreuzung zwischen Merinoherden mit Meleböcken, die sich ja in ihrem Wollecharakter schon näher stehen als die Rassen, aus denen die Meles selbst entstanden sind, durch Anpaarung der Kreuzungstiere und ihrer Nachkommen gleichfalls gelingt, dauernd zu einem den „Meles“ ähnlichen Wollecharakter in den umgezüchteten Herden zu gelangen.

Es läge also hier angeblich ein von den vielen Erfahrungen und Beobachtungen der Wissenschaft wie auch der praktischen Tierzüchtung über die Verwendung von Kreuzungstieren zur Weiterzucht abweichender Fall, ein Fall sog. „konstant-intermediärer“ Vererbung vor.

E. Baur und C. Kronacher haben nun vor kurzem[1]) solche Meleherden bzw. in Umzüchtung zu Meleherden begriffene Merinoherden eingehender Besichtigung unterzogen, um sich ein sachliches Urteil über die bei dem dort geübten Zuchtverfahren zutage tretenden Erscheinungen zu bilden und an Hand ihrer Beobachtungen womöglich auch eine wissenschaftlich begründete Erklärung für das behauptete Bestehen einer sog. „konstant-intermediären“ Vererbung des Wollecharakters bei den neuerzüchteten Wolle-Fleisch-Böcken nach Art der „Meles“ zu geben.

Es wurde eine mit Meleböcken in Umzüchtung begriffene große Merinoherde, eine weitere mit Cotswold-Böcken in Umzüchtung begriffene und endlich auch eine große „Mele“-Stammzucht, die durch ungefähr ein Jahrzehnt aus Merino-Leicester-Kreuzung aufgebaut ist, genauer Besichtigung unterzogen. Dabei konnten sehr zahlreiche Tiere aus den verschiedensten Kreuzungs-Generationen, auch Rückkreuzungen mit den Ausgangsrassen, auf die verschiedensten Einzelheiten der Körperbeschaffenheit hin, beobachtet werden:

Was zunächst in die Augen sprang, war, wie das ja auch bei zahlreichen anderen Rassekreuzungen beobachtet ist, die überraschende Entwicklungsfreudigkeit und Großwüchsigkeit der F_1-Tiere, — eine Feststellung, die, wie nebenbei bemerkt sein mag, wieder den Gedanken nahelegt, ob die reine Gebrauchskreuzung dieser Art bei uns in Deutschland, besonders im Großbesitz, allenthalben in der Tierzucht schon ausreichende Ausnutzung erfährt, speziell zur Erzeugung von Schlachttieren.

Was dann das erbliche Verhalten der einzelnen Körpermerkmale bei den Kreuzungen anlangt, so handelt es sich, wie nach Ausweis der gemachten Beobachtungen und vor allem auch nach den Adametz-

[1]) E. Baur u. C. Kronacher, Gibt es konstant intermediäre Rassenbastarde in der Schafzucht? Deutsche Landw. Presse 1919, Nr. 94, S. 713/14.

schen Versuchsergebnissen nicht anders zu erwarten war, bei den verschiedenen für die einzelnen gekreuzten Rassen kennzeichnenden Körperbildungen und besonders auch bei den Wollecharakteren offenkundig um **mendelnde,** d. h. nach ihrer Anlage im Erbgange durchaus selbständig sich verhaltende Eigenschaften. Das ergibt sich ohne weiteres aus dem Wiederinerscheinungtreten reiner, extremer Charaktere der Stammrassen bei einzelnen Individuen der F_2-Generation und späterer Generationen.

In F_1 scheint ein Teil der Eigenschaften, wie einzelne für die Fleischleistung wichtige Körperformen, sich sehr weitgehend dominant zu verhalten; für die Mehrzahl, im besonderen die Wollebildung, Feinheitsgrad, Tiefe der Wolle, Dichtigkeit des Standes usw. ist aber durchaus intermediäres Verhalten festzustellen.

Dieser im ganzen intermediäre Charakter der Wolle der F_1-Tiere ist nun aber auch bei der weitaus überwiegenden Menge der untersuchten F_2-Tiere und in den weiteren Generationen ein ziemlich gleichmäßiger.

Die „Meles“, bei denen sich übrigens auch am einzelnen Tier im allgemeinen die Schwankungen im Wollecharakter an den verschiedenen Körperstellen durchaus innerhalb normaler, teilweise sogar recht enger Grenzen halten, tragen im Durchschnitt B-Wolle, schwankend nach AB und BC, selten einmal nach den äußersten Grenzen bis A oder C, Spaltungen nach AA und nach D mit dem kennzeichnenden Glanz der langen Wolle treten nur sehr vereinzelt auf und werden natürlich ausgemerzt. Die große Mehrzahl der F_2-, F_3- usw. Tiere **behält** den intermediären Wollecharakter, — eine auf den ersten Blick auffallende, aber doch nach dem derzeitigen Stande der Vererbungslehre bzw. der Mendellehre keineswegs unerklärbare Erscheinung:

Nach den zahlreichen Abstufungen, welche die Extreme von AA-Wolle bis zu D-Wolle bei den verschiedenen Rassen und Rassenkreuzungen verbinden, ist der Wollecharakter, vor allem auch die Wollefeinheit, vermutlich durch eine Anzahl gleichsinniger Faktoren bedingt, wie das ja für verschiedene andere Eigenschaften, besonders bei Pflanzen, auch zutrifft und allgemein bekannt ist. Schon daraus folgt, daß die Mehrzahl der F_2-, F_3- usw. Tiere wieder eine ungefähr intermediäre Wollbeschaffenheit zeigen muß, daß die Spaltung nur schwer erkennbar sein wird, und daß nur ausnahmsweise deutlich nach Leicester oder nach rein Merino geartete Tiere auftreten werden. Die Gleichmäßigkeit der F_2-, F_3- usw. Tiere wird aber hier noch durch einen weiteren Umstand erhöht: Weder die Leicester- noch die Merino-Ausgangsrasse ist erblich völlig einheitlich und homozygotisch. Dementsprechend ist auch die F_1-Generation keineswegs völlig einheitlich, sondern zeigt deutliche Variationen in der Wollbeschaffenheit. Hierauf fußt nun die Züchtung: Bei der Zuchtwahl wird, wie Baur und Kronacher zu beobachten und zu erfahren Gelegenheit hatten, in der Weise systematisch verfahren, daß nach Wollfeinheit, Geschlossenheit des Vlieses, Beschaffen-

heit der Haut usw. stets zwei Klassen unter den F_1-, F_2-, F_3- usw. Mutterschafen gebildet und diese mit Böcken von **gegensätzlich** gerichteter, der anderen Klasse entsprechenden Wollebeschaffenheit angepaart, „korrigiert" werden, wie der züchterische Ausdruck lautet. Bei solchem Vorgehen gelingt es offenbar, zumal bei der Routine und dem offenen Auge, die ja tüchtigen praktischen Züchtern eigen sind, unschwer, in der erdrückenden Mehrzahl der Fälle für die Nachkommenschaft immer wieder Faktorenzusammenstellungen zu erzielen, die eine intermediäre, innerhalb verhältnismäßig geringer Schwankungsgrenzen sich haltende Wollebildung veranlassen, während nur sehr selten diejenigen Faktoren-Kombinationen zustande kommen, welche vermutlich die Grundlage der extremen P_1-Ausgangs-(Eltern-)Wolletypen darstellen und so diese wieder in Erscheinung treten lassen.

Dabei ist, nebenbei bemerkt, noch eine Beobachtung von wesentlicher Bedeutung, — daß nämlich eine Anzahl von Eigenschaften, wie Vergröberung der Wolle, Vertiefung derselben, Lockerung des Stapels, Breite und Tiefe der Rumpfformen und ferner korrekter Stand der Beine in unverkennbarem Zusammenhang stehen, was auf einen anscheinend diese Eigenschaften gemeinsam beeinflussenden Erbfaktor oder auf starke Faktorenkoppelungen schließen läßt.

Nach den gemachten Beobachtungen erscheint somit die Behauptung, daß sich bei den „Meles" und ihren Kreuzungen mit Merinos nach dem geübten Zuchtverfahren eine Art von „konstant-intermediärer" Vererbung zeige, praktisch wohl im ganzen richtig. Sie aber wissenschaftlich als solche auffassen zu wollen, erscheint wohl durchaus falsch und in keiner Weise begründet. Nach allen vorliegenden Beobachtungen gilt auch bei Schafkreuzungen für das Verhalten der den einzelnen Eigenschaften zugrunde liegenden Erbanlagen im allgemeinen zweifellos der alternative Vererbungsmodus. Im vorliegenden Falle handelt es sich aber, besonders bezüglich des Wollecharakters, wie gesagt, offenbar um eine durch eine Anzahl gleichsinniger Faktoren bedingte Eigenschaft, die im Einzelfalle je nach der Mitwirkung einer mehr oder minder großen Zahl dieser Genegrundlagen in ihrer äußeren Erscheinung wechselt. Und weil es sich eben hier offenkundig um eine sog. Polymerie handelt, gelingt es dem Züchter bei geeignetem Zuchtwahlverfahren trotz des herrschenden alternativen Vererbungsmodus ohne Schwierigkeit einen Mitteltyp zwischen den Ausgangsrassen zu züchten und zu erhalten, der praktisch die Vorteile bringt, die tatsächlich mit „konstant-intermediärer" Vererbung ausgestatteten Rassen eigen wären. Von einer „konstanten" Rasse bzw. einer „konstant-intermediären" Vererbung der speziellen Wollebildung kann aber keine Rede sein.

Also auch dieser Fall läßt sich in durchaus befriedigender Weise zwanglos dem alternativen Vererbungsmodus einfügen.

Im übrigen mag aber bei dieser Gelegenheit darauf verwiesen sein, daß zwar zweifellos der alternative Vererbungsmodus die im allgemeinen die organische Natur beherrschende Form bildet,

daß es aber durchaus falsch wäre, die Mendelsche Vererbung bzw. den „Mendelismus" als der Weisheit allerletzten Schluß in dieser Richtung zu betrachten und sich durch unbedingte Verneinung aller anderen Möglichkeiten von vornherein den Weg zu weiteren Erkenntnissen und Forschungsrichtungen auf diesem Gebiete vorläufig zu verbauen:

Abgesehen von den zahlreichen und erheblichen Schwierigkeiten, welche durch Komplikationen nach Art der Polymerie, weitgehender Faktoren-Koppelungen oder Beeinflussung einer größeren Zahl von Eigenschaften durch die gleichen Gene, vor allem aber nach den bedeutsamen Häckerschen Untersuchungen (S. 125/128) an Hand der entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse sich vielfach schon der Erkennung und Bestätigung der Gesetzmäßigkeiten der alternativen Vererbung im Einzelfalle bis zur Unmöglichkeit entgegenstellen, liegt wohl auch für die Tiere, und damit auch für unsere Haustiere, das Bestehen einer besonderen, vom alternativen Modus abweichenden Vererbungsart an Hand besonderen Verhaltens der Chromosomen, wie in Einzelfällen bei Oenothera, und anderer Ursachen in Ausnahmefällen durchaus nicht außer dem Bereiche jeder Möglichkeit. Bekannt ist ein solcher Fall für unsere Haustiere allerdings bis heute nicht.

B. Vererbung bei der Paarung von Individuen verschiedener Arten und Gattungen.

Während wir bei Rassen- und Varietätenkreuzungen bis jetzt kaum Anhaltspunkte für das gleichzeitige Bestehen eines vom alternativen, vom mendelnden, abweichenden Vererbungsmodus für vereinzelte Eigenschaften gewonnen haben, hat man für Art- und Gattungsbastarde bisher im allgemeinen das Vorhandensein einer **„konstanten"**, und zwar im besonderen einer „konstant-intermediären" Vererbungsweise angenommen.

Diese Vorstellung von dem Bestehen einer „konstanten" Vererbung bei Art- und Gattungspaarungen fußt auf der Tatsache, daß die F_1-Individuen bei solchen „Bastarden" zum weitaus überwiegenden Teile einen „intermediären" Typ aufweisen, sei es in Form einer Zwischenstufe der elterlichen Eigenschaften oder als mosaikartige Mischung der elterlichen Charaktere; in einzelnen Fällen kommt allerdings auch auffallendes, ausschließliches Hinneigen nach der einen Elternseite zur Beobachtung. Da nun die Artbastarde, zumal bei den Tieren, zum allergrößten Teile unfruchtbar sind, F_2- und weitere Nachkommen also nur in den seltensten Fällen erzüchtet werden konnten, so hat man die erwähnte Eigenschaftung der Bastarde (F_1), — die, wie wir wissen, ja auch bei spaltender, alternativer Vererbung bestehen kann, — fälschlich verallgemeinernd als Ausdruck des bei den Art- und Gattungsbastarden bestehenden Vererbungsmodus überhaupt angenommen. Theoretisch dachte und denkt man sich die Sache so, daß die in die Bastardierung eingebrachten Erbeinheiten sich irgendwie „verkoppeln" und in der Folge als dauernde biologische Einheit weiterwirken.

Dieser ja im besonderen der empirischen Züchtung entsprungene,

schon bei der Varietäten- bzw. Rassenkreuzung (S. 134) oben kurz erwähnte Gedankengang hat bis heute eine wissenschaftlich einwandfreie Bestätigung nicht zu finden vermocht: Ein einwandfreier Art- oder Gattungsbastard aus dem Tierreiche, der, ohne zu spalten, intermediär oder sonst „konstant“ weiterzüchtet, ist bis heute nicht bekannt geworden.

Wohl aber mehren sich andauernd die wissenschaftlich begründeten Erfahrungen über Mendelsche Artbastarde bei den Pflanzen auch für Tiere; sogar für eine höhere Tiergattung — an seinen Zahnkarpfenbastarden[1]) — hat W. M. Gerschler den Beweis erbracht, daß hier die Merkmalspaare bzw. die alternierenden Erbeinheiten sich vollständig unabhängig voneinander im Erbgange benehmen, mendeln[2]).

Man nimmt nun auf Grund dieser neueren Erfahrungen vielfach an, daß die Artmerkmale teilweise mendeln und nur teilweise dem „konstanten“ Vererbungstyp folgen.

Nachdem nun eine „konstante“ Vererbung „intermediärer“ oder „einseitiger“ Art bis heute nirgends einwandfrei nachgewiesen werden konnte, die angeblich „intermediäre“ Vererbung bei den Varietäts- bzw. Rassenbastarden sich an Hand des Nilßon-Ehleschen Prinzipes (S. 120, 134) in den alternativen Vererbungsmodus einfügen ließ, eine feste Grenze zwischen Varietät bzw. Rasse und Art (siehe hierüber einiges an späterer Stelle: Abschn. 4 Abt. III) sich aber nicht oder doch nur sehr unsicher ziehen läßt, andererseits auch bei Art- und Gattungsbastarden sich der Geltungsbereich der Mendelschen Regeln immer mehr ausdehnt, so muß man dem tatsächlichen Vorkommen einer „konstanten“ Vererbung auch bei den Artbastarden gegenüber skeptisch bleiben.

Sie heute schon durchaus leugnen zu wollen, ginge, weil verfrüht, zu weit. Wir müssen die Möglichkeit theoretisch offen lassen. Die Hoffnung aber, daß sich solches Naturgeschehen wird erweisen lassen, ist gering.

Für die Tierzucht, in der wir es aber nicht mit Artbastarden, sondern selbst bei Kreuzungen nur mit Angehörigen derselben Art zu tun haben, wollen wir uns diesen Satz scharf einprägen, um uns von veralteten und, — weil zu falschen Schlüssen und Hoffnungen oder doch falschen Vorstellungen von den tatsächlichen Vorgängen führend, — verhängnisvollen Anschauungen loszumachen.

4. Die Geschlechtsvererbung und Geschlechtsbestimmung.

Im Anschlusse an die allgemeinen Ausführungen über Vererbung erscheint es notwendig, noch eine besondere Frage der Vererbungs-

[1]) W. Gerschler, Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. XII (1914). Vgl. auch E. Baur, Einführung in die exp. Vererbungslehre. 2. Aufl. S. 225/227.

[2]) Vgl. dazu auch die Feststellung selbständiger, spaltender Vererbung bei Saiblingen: „Die Saiblinge des Soiensees“. K. Mulsow, Allgemeine Fischerei-Ztg. 1912/14, S. 359—61. Ref. von V. Franz. Archiv für Rassenbiologie 9 (1912)/4, S. 500.

Nach R. Walther scheint auch bei der Bastardierung von Bisons und Herefordrindern das weiße Gesicht der Herefords sich als mendelnde Eigenschaft zu verhalten.

lehre und Biologie etwas eingehender zu behandeln, die für den Tierzüchter auch praktisches Interesse besitzt: die Frage der Geschlechtsvererbung und Geschlechtsbestimmung.

Die Erforschung der Gesetze, nach denen sich Übertragung und Bestimmung des Geschlechtes der Nachkommen in der organischen Welt regelt, und erstlich die Frage, ob äußere Einwirkungen, ob von dem Züchter willkürlich gesetzte Lebensbedingungen der Elterntiere die Art des Geschlechtes bei den Nachkommen zu beeinflussen vermögen, beschäftigt seit langem die Wissenschaft und im besonderen auch die wissenschaftliche und praktische Tierzucht. Für den Gesamtfortschritt in der Tierzucht, für die züchterische Ausnutzung unserer Tierbestände, aber auch für das Wirtschaftserträgnis aus der Tierzucht im Einzelfalle, zumal in Hochzuchten, wäre es ja mit von bahnbrechender und ausschlaggebender Bedeutung, wenn eine willkürliche Bestimmung des Geschlechtes der Nachzucht durch äußere Einwirkungen sich als im Rahmen des Möglichen gelegen zeigte. Man denke bloß an die Aussichten, die sich eröffneten, wenn es gelänge, von einzelnen, ihrer Leistungen und ihrer Beschaffenheit wegen besonders wertvollen, hervorragend vererbenden Zuchttieren nach Belieben männliche Nachkommen zu gewinnen, um sie dann in der weitgehendsten Weise planmäßig für die Tierzucht eines Gebietes auszunützen u. ä. mehr. Jedenfalls besteht ausreichend Veranlassung für den wissenschaftlich gebildeten Züchter, sich an Hand der neuzeitlichen biologischen Forschungen über den Stand des Problemes der Geschlechtsvererbung und Geschlechtsbestimmung einigermaßen zu unterrichten [1]).

A. Geschlechtsentstehung.

Ehe wir einer übersichtlichen Erörterung des genannten Problemes nahetreten, müssen wir uns an erster Stelle nochmals kurz die Tatsachen der Geschlechtsentstehung gegenwärtig halten:

Den einfachsten Weg der Fortpflanzung bei den niedrigsten einzelligen Lebewesen stellt die einfache **Teilung**, die Zerschnürung von Kern und Zelleib in zwei in der Folge zur Größe des Mutterindividuums heranwachsenden Tochterzellen dar (S. 1).

Doch schon bei einigermaßen höheren Stufen der Einzelligen sehen wir im Verlaufe der Vermehrung durch Teilung „Depressionszustände", ein Darniederliegen der Bewegungsfähigkeit, der Nahrungsaufnahme und des Wachstums bei der Überzahl der Individuen auftreten. Erst nach Vereinigung von zwei der wenigen lebensfrisch gebliebenen Tierchen zu einem Individuum von doppelter Größe, nach einer

[1]) Näheren Einblick in das Problem bietet dem Leser in übersichtlicher und logisch aufgebauter, zusammenfassender Darstellung P. Kammerers klare Schrift „Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Pflanze, Tier und Mensch" — Leipzig (Th. Thomas) 1913 —, deren zweckmäßiger Stoffgliederung und leitenden Gesichtspunkten wir hier zum großen Teile folgen. Zum Spezialstudium der Geschlechtsvererbungsvorgänge eignet sich neben den schon bekannten und genannten Werken über Vererbungslehre und der dort bezeichneten Einzelliteratur im besonderen: C Correns und R. Goldschmidt, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin 1914.

„Kopulation“ (S. 2), tritt in der Folge wieder Vermehrung durch einfache Teilung auf, deren Produkte dann für einige Zeit selbst wieder voll verdauungs-, wachstums-, bewegungs- und teilungsfähig sind, bis sich dann neuerdings nur durch „Kopulation“ zu behebende Niedergangserscheinungen bemerkbar machen.

Also hier schon, auf dieser niedrigsten Stufe der Lebewesen, begegnen wir einem Zeugungskreislauf, der sich in seinen grundlegenden Vorgängen durch nichts mehr von dem der „höheren“ Organismen nach Art unserer Säugetiere unterscheidet. Zwar geht bei ersteren jedes neu entstandene Teilstück seinen eigenen Weg, während bei den letzteren die gesamten Tochterzellen als „Zellstaat“ (Körper) in lebenslänglicher Vereinigung und Abhängigkeit verweilen. Aber auch bei den höheren Lebewesen tritt nach bestimmter Zeit ein „Depressionszustand“, eine Verlangsamung und ein Aufhören des Körperwachstums in Erscheinung, während nur ganz bestimmte Zellen des Körpers, die Keimzellen, sich ihre Wachstumsfähigkeit bewahren; auch hier bildet die Vereinigung solch bestimmter Zellen zweier Individuen, die befruchtete Keimzelle, den Ausgangspunkt eines durch fortdauernde Zellteilung entstehenden neuen Zellstaates, eines tierischen Körpers.

Der bei der Kopulation der Einzelligen im Vergleiche mit der Vereinigung der Geschlechtszellen vielzelliger Individuen meist zutagetretende Unterschied hinsichtlich der Größe der verschmelzenden Zellen (die verschmelzenden Einzelligen sind meist gleich groß, Samenzelle und Eizelle der höheren Tiere dagegen an Größe stark verschieden) ist nicht wesentlich: Auch diese Ungleichheit der Fortpflanzungszellen (= Individuen) finden wir teilweise schon bei den Einzelligen in allen Graden ausgebildet.

Der Unterschied in der Größe der kopulierenden Zellen bzw. Individuen kommt dadurch zustande, daß eine Zelle oder Zellkolonie sich in langsamer Folge teilt, die einzelnen Teile also Zeit haben, zu großen, massigen, entsprechend lang lebensfähig bleibenden Tochterzellen, allerdings geringerer Zahl, heranzuwachsen; bei einer anderen Zelle oder Zellkolonie dagegen gehen die Zellteilungen in schnellerer Folge[1]) vor sich, es entstehen demgemäß zwar zahlreichere, aber auch kleinere und wegen der geringen, ihnen eigenen Protoplasmamenge nicht so lange lebensfähige Zellen. Mit dem Unterschiede in der Körpermasse ist gleichzeitig aber auch ein Unterschied in der Bewegungsfähigkeit eingetreten, indem die Bewegungsfähigkeit der großen Zellen (der „Makrogameten“) gegenüber denen der kleinen (der „Mikrogameten“) erheblich eingeschränkt ist. Da den letzteren auf Grund ihrer größeren Zahl und bedeutenderen Beweglichkeit das Auffinden der großen Zellen gewissermaßen erleichtert ist, die große Zelle aber der kleineren bei einer Vereinigung den Vorteil der für weitere Entwicklung und Teilung unentbehrlichen Protoplasmamasse bietet, so sehen wir hier eine Arbeitsteilung eingetreten: Eine Arbeitsteilung,

[1]) So daß beispielsweise vor der Trennung in Tochterzellen diese selbst schon wieder daran sind, sich in zwei oder mehrere Stücke zu teilen (Zerfallsteilung).

welche dem Verschmelzen von Abkömmlingen gleicher Ursprungszellen oder -Zellkolonien wirksam vorbeugt (und damit, ähnlich der Wechselbefruchtung bei den höheren Lebewesen, auf der einen oder anderen Seite erworbene Schädigungen ausgleicht).

Die Geschlechtsentstehung ist mit den diese Arbeitstrennung bedingenden Gestaltsveränderungen in die Wege geleitet. Ist ein und dieselbe Zellkolonie nicht in der Lage, beiderlei Arten von Zellen, sondern entweder nur „Mikro-“ (kleine) oder nur „Makro-,“ (große) Gameten zu erzeugen, so ist damit auch die **Geschlechtertrennung**[1]) vollzogen: die Mikrogameten erzeugenden Zellkolonien sind die Männchen, die Makrogameten erzeugenden die Weibchen[2]).

Bezüglich der **Ursachen,** welche solcher Geschlechtsentstehung und -trennung zugrunde liegen, müssen wir uns gegenwärtig halten, daß es die umgebenden Bedingungen, Beschaffenheit und Schwankungen der Ernährung, der Temperatur, des Druckes in der umgebenden Flüssigkeit usw. sein müssen, die den Teilungsmechanismus der Zelle[3]), im besonderen die Schnelligkeit der Aufeinanderfolge der Zellteilungen beeinflussen: Wird durch solche Einflüsse aber einmal die Beschaffenheit des Zellprotoplasmas in einer den Teilungsmechanismus in bestimmter Richtung beeinflussenden Weise dauernd verändert (Mutation), so wird die ursprünglich bloß durch bestimmte Umgebungsbedingungen veranlaßte und nur für die Dauer derselben bestehende Neigung zu schnellerer oder langsamerer Teilung usw. auch bei wieder geänderten Umgebungsbedingungen bestehen bleiben, sie wird erblich festgelegt sein.

Vergegenwärtigen wir uns nun folgendes: Der Kreislauf, — der „Generationswechsel“, — von sich teilenden und von kopulierenden Zellen sowie die Geschlechtertrennung bzw. die Geschlechtsbestimmung des einzelnen Individuums mit seinem Entstehen sind schon im Protistenreich vollzogen. Andererseits stellt nach dem bekannten (Abtg. I, S. 61, 1. Aufl.) biogenetischen Grundgesetze die Entwicklung der höheren Lebewesen aus dem Keim im großen eine Wiederholung der Stammesentwicklung dar; den Anschauungen der Abstammungslehre entsprechend leiten sich aber auch die Vielzelligen von einzelligen Urwesen her; zum mindesten nehmen auch alle höheren Lebewesen aus der einzelligen Vereinigung

[1]) Auch dort, wo, wie bei manchen Arten, eine Zellkolonie an verschiedenen Stellen Makro- und Mikrogameten zu erzeugen vermag, also Zwittrigkeit vorhanden ist, sehen wir schon in irgendwelcher Art die Verschmelzung dieser (Keim-) zellen derselben Kolonie, also die Selbstbefruchtung verhindert.

[2]) Eine noch weitergehende Art der Kopulation haben wir schon früher (S. 2) kennengelernt, die **„Konjugation“,** wie wir sie beim Pantoffeltierchen treffen: hier legen sich zwei Zellindividuen aneinander, bilden eine Substanzbrücke, die beiden Zellkerne teilen sich in ein großes und ein kleines Stück, die kleinen Teilstücke werden ausgetauscht, worauf sich die beiden Zellindividuen wieder trennen, das kleine und das große Kernstück in jedem verschmelzen, worauf dann die Teilung jedes Individuums erfolgt: ein Vorgang, der schon stark an die Befruchtung durch Begattung bei den höheren Tieren erinnert.

[3]) Das teilungsveranlassende Moment ist nach neuesten Untersuchungen die Oberflächenspannung. Vgl. Anm. 2, S. 59 und Anm. 3, S. 69. D. Verf.

von Makro- und Mikrogamete, der befruchteten Keimzelle, ihren Ursprung. Hieraus wird der Schluß nahegelegt, daß auch bei den vielzelligen Lebewesen, wenn sie den einzelligen Zustand wiederholen, die Geschlechtertrennung bzw. die Geschlechtsbestimmung schon vollzogen ist, d. h. daß zum mindesten im Zeitpunkte der Vereinigung von Ei und Samenfaden zum befruchteten Keim die Entscheidung darüber getroffen ist, ob sich aus ihm ein Männchen oder Weibchen entwickeln wird.

Nach diesem Schlusse haben wir uns zur Erörterung der Frage der Geschlechtsbestimmung zunächst mit der Entstehung und Beschaffenheit der männlichen und weiblichen Keimzellen und den Vorgängen in denselben vor und bei ihrer Vereinigung zu befassen, um zu sehen, wie weit sich hieraus eine Bestätigung unseres Schlusses ergibt. In der Folge hätten wir dann erst der Frage näherzutreten, ob und wie weit nach den bereits vorliegenden Untersuchungen etwa Anhaltspunkte und Aussichten bestehen, daß eine schon in der befruchteten Eizelle getroffene Geschlechtsbestimmung auf späterem mehrzelligen Stadium etwa noch rückgängig gemacht und in die entgegengesetzte Geschlechtsrichtung eingelenkt werden kann.

B. Geschlechtsverteilung.

Alle statistischen Erhebungen und von biologischen Irrtümern sich freihaltenden Untersuchungen zeigen uns, daß die Zahl der beiden Geschlechter in der Natur sich das Gleichgewicht hält, daß also Männchen und Weibchen in ungefähr gleicher Zahl entstehen, soweit nicht etwa besondere Faktoren hier verschiebend einwirken [1]). Bei den Keimen kann aber auch diesfalls das als Regel anzunehmende Gleichgewicht bestehen, wie die Untersuchungen von fünf Tage alten Embryonen beim Huhn, — wo ein Teil der männlichen Keime (Eier) vor Vollendung der Entwicklung, ein Teil der männlichen Kücken vor Erlangung der Geschlechtsreife zugrunde geht, — zeigen. Die Verschiebung ist in solchen Fällen nur eine scheinbare, nachträgliche.

Die Frage, wann und wie diese **normale Geschlechtsverteilung** zustande kommt, vermag man jetzt schon in sehr zahlreichen Fällen dahin zu beantworten, daß das **während des Heranreifens der Keimzellen** geschieht: bei Gelegenheit des uns bekannten (S. 5, 7/9) Vorganges der „Reifeteilungen“, durch den die für die Art kennzeichnende, in den gesamten Körperzellen und noch in den Keimmutterzellen (Oozyten, Spermatozyten) konstante Zahl der Chromosomen auf die Hälfte zurückgeführt wird.

Die Reifung vollzieht sich, wie bekannt, aus dem Stadium der

[1]) Wie die größere Sterblichkeit der männlichen Keime bei Vielweiberei („polygamen“) oder der weiblichen Keime bei Vielmännerei treibenden („polyandrischen“) Tieren.

Keimmutterzellen zu den reifen Ei- und Samenzellen in zwei Teilungen (S. 5, 7/9): einer „Äquationsteilung", die mit Längsspaltung der Chromosomen verläuft und jeder Tochterzelle die gleiche Anzahl von Chromosomen zuteilt, wie sie die Mutterzelle besaß; und weiter einer „Reduktionsteilung", die ohne Spaltung der Chromosomen, mit einfacher Verteilung derselben auf die beiden Tochterzellen verläuft [1]) und zur Erreichung der halben („haploïden") [2]) Zahl der Chromosomen in den Samenzellen und dem reifen Ei führt.

Da nur gerade Zahlen durch 2 teilbar sind, möchte man auch nur gerade Zahlen in den Körper- und Keimmutterzellen erwarten. Dem ist jedoch nicht so. Es gibt, wie schon früher angedeutet, auch unpaare Chromosomen-Zahlen, und zwar nur in den Zellen des **einen** Geschlechts (vgl. S. 57 d. Abschn.).

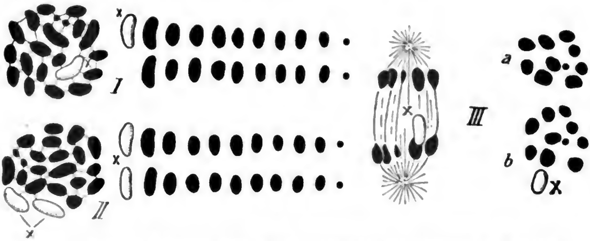


Fig. 47. Chromosomengarnitur nach Wilson. (Aus Hertwig, Lehrbuch der Zoologie.)

a) Die ungerade Zahl kommt in der Regel dem Männchen, die gerade dem Weibchen zu: die männlichen Körper- und Keimmutterzellen haben dann ein besonderes Chromosom weniger. das in den weiblichen vorhanden ist. So beträgt zum Beispiel die Chromosomenzahl des Hahnes 9, die der Henne 10.

Das in der männlichen Zelle unpaare, in der weiblichen Zelle doppelt vorhandene Chromosom führt den uns auch schon geläufigen (S. 56/57) Namen Hetero-, auch Idio-, akzessorisches oder X-Chromosom [3]),

Bei der Reduktionsteilung während der Keimzellenreifung gelangen nun die beiden X-Chromosomen der Eizelle gleichmäßig auf die Tochterzelle zur Verteilung [4]). Das eine X-Chromosom der

[1]) Die beiden Teilungen können auch vertauscht sein; auf die tatsächlichen, teilweise schwierig zu verstehenden und verwickelten Vorgänge bei den Reifeteilungen haben wir schon an anderer Stelle (S. 9) hingewiesen.

[2]) Gegenüber der in der befruchteten Keimzelle, den gesamten Körperzellen sowie den Urkeim- und Keimmutterzellen vorhandenen konstanten „diploiden" (vollen) Zahl (S. 5, 9).

[3]) Im Gegensatze zu den übrigen, in beiden Geschlechtern gleichmäßig vorhandenen **„Auto"-Chromosomen.**

[4]) Die reifen Eizellen haben deshalb auch im Gegensatze zu den Körper- und Keimmutterzellen der Art ungerade Chromosomenzahlen.

männlichen Keimzellen wird bei der Reduktionsteilung ungespalten einer der beiden Tochterzellen überwiesen.

Es ergeben sich also **zweierlei Samenfäden** bzw. die Möglichkeit der Befruchtung der Eier durch zweierlei Samenfäden:

Wbl. X + M. oder Wbl. **X + M.X.** Letzterenfalls tritt zum X-Chr. des Eies das X-Chr. des Samenfadens, die Chr.-Zahl der befruchteten Keimzelle (Zygote) wird paarig: es entsteht ein Weibchen;

ersterenfalls enthält die befruchtete Keimzelle nur ein X-Chr., die Zahl bleibt unpaarig, es entsteht ein Männchen.

Nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit werden ohne besondere Umstände die Aussichten der Samenfäden mit und ohne X-Chr., in ein Ei zu gelangen, gleiche sein. Somit werden sich auch die beiden Möglichkeiten gleich oft verwirklichen: d. h. es werden im allgemeinen so viele Männchen wie Weibchen entstehen, — eine Voraussetzung, die wie wir schon wissen (S. 143), den tatsächlichen Feststellungen der Statistik entspricht.

Der eben besprochene Fall des Vorhandenseins oder Nichtvorhandenseins eines X-Chromosoms kann in verschiedener Weise abgeändert zur Beobachtung gelangen:

1. Das X-Chromosom kann dauernd oder zeitweise in zwei oder mehr Stücke zerlegt sein[1]. Die Stücke benehmen sich aber bei der Teilung immer wie ein einziges Chromosom und wandern bei der Reduktionsteilung immer ungeteilt an einen Pol.

2. Weiter kann die Zahl der Chromosomen bei beiden Geschlechtern gleich, aber die Größe der einzelnen Chromosomen verschieden sein. So erscheint zum Beispiel beim Männchen der Reiterwanze das eine der 14 Chromosomen besonders klein; nach vollzogener Reduktionsteilung besitzen dann alle reifen Samenfäden sieben Chromosomen, aber nur die Hälfte besitzt jenes kleinste. Die Eier, welche von Samenzellen mit diesem siebenten, kleinen Chromosom befruchtet werden, werden Männchen; die durch Samenzellen mit sieben gleichen Chromosomen befruchteten Eier entwickeln sich dagegen zu Weibchen.

Man kann solchen Falles von zwei „Geschlechts"-Chromosomen sprechen und benennt das größere entsprechend als **X**-Chromosom, das kleinere als **Y**-Chromosom: der weiblich werdende Kern besitzt auch hier zwei X-Chromosomen, der männliche nur eines, dazu aber (wie eben bei der Reiterwanze, auch bei Käfer, Fliege und Meerschwein) noch das Y-Chromosom. Dabei kann auch in diesem Falle das X-Chromosom zwei- oder mehrfach geteilt sein, benimmt sich aber auch dann immer wie ein einziges X-Chromosom.

Man kann den letzterwähnten Fall und den des Vorhandenseins nur eines X-Chromosoms auseinander ableiten: wenn im zweiten Fall das kleinere Chromosom, das Y-Chromosom, gelegentlich rückgebildet wird, so entsteht eben der erstere.

In beiden Fällen ist kennzeichnend, daß der weibliche Kern den größeren Chromatingehalt (ein Chromosom mehr bzw. ein größeres) besitzt; daß sich also (mit zwei bisher bekannten Ausnahmen)[2] in den bisher untersuchten Fällen die Keim-

[1] Zum Beispiel ist es beim Huhn ungewöhnlich groß und dreilappig; in den in die Teilung eintretenden Kernen erscheint es aber zweilappig, und abseits davon liegt als besonderes Stückchen der dritte Lappen.

[2] Hierbei kann aber, wie P. Kammerer bemerkt, der Massenunterschied auch durch einen Quellungszustand, durch verschieden dichte Lagerung der feinsten Teilchen der fraglichen Chromosomen vorgetäuscht sein.

zelle, die ein Mehr an färbbarer Substanz besitzt, zum Weibchen entwickelt[1]).

b) Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen kommen auch Fälle vor, in denen nur einerlei Samenfäden (mit paariger Zahl stäbchenförmiger Chromosomen), aber **zweierlei Eier** — solche mit einem dem der Samenfäden gleichen Chromosomenbestand. und solche, in denen ein stäbchenförmiges Chromosom durch ein stärkeres, haken- oder hufeisenförmiges ersetzt ist — vorhanden sind. So zum Beispiel beim Seeigel.

Von dem ungleichen Chromosomenpaar bezeichnet man dabei das eine gekrümmte Chromosom in einem Teil der Eier als **V**-Chromosom, das ihm entsprechende stäbchenförmige in dem anderan Teil der Eier als **Z**-Chromosom. Das V-Chromosom ist das größere, substanzreichere; deshalb werden auch alle mit einem V-Chromosom versehenen, von einem beliebigen Samenfaden befruchteten Eier immer zu Weibchen, die mit Z-Chromosom versehenen dagegen zu Männchen[2]).

c) Neben den Fällen, in denen zweierlei Arten von Samenfäden oder zweierlei bis dreierlei Arten von Eiern festzustellen sind, kommen auch, wie bei den Pflanzenläusen, Gallwespen und Blattwespen Fälle vor, in denen Eier **und** Samenfäden **doppelgestaltig** erscheinen.

Es bestehen hier ähnliche Verhältnisse, wie sie eben unter b) in Anm. 2, S. 146 angeführt wurden:

Mehrere aufeinanderfolgende Generationen jungfräulicher Weibchen in warmer Jahreszeit; lauter dünnschalige, zahlreich abgelegte Sommereier; im Herbst aus solchen Sommereiern Männchen, die noch die Weibchen besamen; dann noch Ablage weniger dickschaliger, besamter Wintereier, die im Frühjahr wieder jungfräuliche Weibchen entstehen lassen.

Die männchenerzeugenden Sommereier sind deutlich kleiner, dotterärmer als die zu Weibchen sich entwickelnden und besonders die Wintereier. Dem Unterschied in der Größe entspricht auch eine Verschiedenheit in der Chromosomenzahl, da in den „männchenerzeugenden" Eiern, wie schon angedeutet wurde, bei der Reduktionsteilung ein Chromosom mehr ausgestoßen wird.

Es sind aber auch zweierlei Samenfäden mit verschiedener Chromosomenzahl vorhanden. Wenn trotzdem aus den besamten Eiern sich nur Weibchen entwickeln, so rührt das daher, daß die schon äußerlich kleineren Samenfäden mit dem geringeren Chromosomenbestand nicht befähigt sind, in ein Ei einzudringen, sondern zugrunde gehen.

Ähnliches gilt auch von den nur einerlei Eier erzeugenden Bienen, Ameisen

[1]) Das Mehr an Chromatin in den „weibchen-erzeugenden" Samenfäden kommt manchmal schon in einer ohne Zählung der Chromosomen feststellbaren äußerlichen Größenüberlegenheit dieser Samenfäden zum Ausdrucke.

[2]) Wie der reichere Chromatingehalt mancher Samenfäden schon äußerlich durch eine bedeutendere Gesamtgröße zum Ausdrucke kommt, so gibt es auch Eier, bei denen aus den größeren stets Weibchen, aus den kleineren stets Männchen sich entwickeln, wie das zum Beispiel beim Meerwurm (Dinophilus apatris) zutrifft.

Bei Tieren mit sog. „Generationswechsel" (zum Beispiel Rädertierchen, Wasserflöhen) gibt es sogar **dreier**lei Eier: Sommer-(Subitan-)Eier, die sich ohne Befruchtung zu Männchen entwickeln; — dann (verschiedentlich etwas größere) Sommereier, die ebenfalls unbefruchtet sich zu Weibchen entwickeln; — Winter- oder Dauereier, die noch größer und dickschalig sind, der Befruchtung bedürfen und im Frühjahr durchweg Weibchen auskommen lassen. Männliche und weibliche Subitaneier unterliegen verschiedenem Reifungsprozeß: die männlichen schnüren zwei Polzellen (S. 8) ab, die weiblichen nur eine, behalten also durch Unterbleiben der Reduktionsteilung einen größeren Chromatinbestand.

und Wespen. wo ja aus besamten Eiern fast immer nur Weibchen (Königinnen, Arbeiterinnen), aus unbesamten nur Männchen (Drohnen) werden und von den zweierlei, sehr chromatinverschiedenen Samenfäden auch die chromatinärmeren, männchenerzeugenden zugrunde gehen. Soweit hier ausnahmsweise besamte[1]) Eier Drohnen liefern, ist das nur daraus erklärbar, daß einmal derartige kleine, männchenerzeugende Samenfäden am Leben bleiben und in Eier eindringen. Ebenso ist der äußerst seltene Fall bei Ameisen, daß unbesamte Eier Weibchen (Arbeiterinnen) liefern, nur aus dem ausnahmsweisen Auftreten von zweierlei Eiern zu erklären, deren eine Sorte trotz Ausbleibens der Reifeteilungen entwicklungsfähig zu werden vermag.

Seitens vieler Forscher wird nun der vom Ausfalle der Reduktionsteilung abhängende Bestand der männlichen und weiblichen Keimzellen an bestimmten Chromosomen als die eigentliche und einzige, äußeren Einflüssen unzugängliche Ursache der Geschlechtsbestimmung bezeichnet. P. Kammerer[2]) dagegen will in den Unterschieden im Chromosomenbestand der Keimzellen nach Zahl oder Größe nichts weiter erblicken als die hier am frühesten, bereits in den Keimen, sichtbaren Geschlechtsmerkmale. Und er will diese Unterschiede nicht als geschlechtserzeugend (determinierend), sondern nur als geschlechtsaufteilend (differenzierend) verstanden wissen. Über die Ursache, welche die eine Keimzelle „männlich", die andere „weiblich" stempelt, sei mit Erkenntnis des Augenblicks und Vorganges, der sie scheidet, nichts ausgesagt. Das X-Chromosom, dessen (auf Grund der ungleichen Zahl der Chromosomen in den Samenmutterzellen zustandekommender) Mehrbesitz einen Samenfaden „weibchenerzeugend" mache, sei ja seinerzeit bei der Zeugung des Individuums, von dem die Samenzelle stammt, aus dem Ei erworben worden; umgekehrt danke ein „männchenerzeugender" Samenfaden das Fehlen des X-Chromosoms oder seinen Ersatz durch ein Y-Chromosom dem seinerzeit an der Befruchtung beteiligten Samenfaden.

In der Geschlechtsverteilung eine Geschlechtsbestimmung sehen zu wollen, komme auf einen ewigen Zirkel hinaus: „Der Keim wird dann zum Weibchen, wenn er weiblich bestimmt ist, zum Männchen, wenn und weil er von vornherein ein Männchen vorstellt." —

Eine Auffassung, der man wohl beipflichten muß.

C. Geschlechtsvererbung.

Aus den bisherigen Ausführungen haben wir zwei Feststellungen festzustellen:

1. Besondere Chromosomen, die sog. Hetero-(X-, Y-, V-, Z-) Chromosomen haben wir als die „Anlagen" des Geschlechtes in den Keimzellen erkannt. Das Geschlecht ist somit eine erbliche Eigenschaft gleich jedem Art- und Rassenmerkmal, der Haarfarbe, den Hörnern usw.

---

[1]) Soll nach Nachtsheim überhaupt nicht zutreffen, „Drohneneier" sollen mit Samenfäden überhaupt nicht in Berührung kommen. D. V.

[2]) S. 40.

2. Die kennzeichnende Verteilung der Geschlechter auf gegenseitig sich die Wage haltenden Bestand kommt dadurch zustande, daß die für die Erzeugung eines Weibchens nötigen Chromosomen auf Grund der Vorgänge bei den Reifeteilungen immer nur auf die Hälfte aller befruchteten Keime überzugehen vermag, während die andere Hälfte leer ausgehender oder kärglicher mit Geschlechtschromatin bedachter Keime zu Männchen sich entwickelt.

Dabei zeigt sich der Anteil der beiderlei Geschlechtszellen am Geschlechte des durch ihre Vereinigung begründeten Individuums in der Weise eingeschränkt: ergänzt bei verschiedenen Samenzellen die mit mehr Chromatin (bzw. Chromosomen) ausgestattete Samenzelle den Chromatin(Chromosomen)-Bestand der Eizelle, so ergibt sich ein Weibchen, im gegenteiligen Falle ein Männchen. Bei verschiedenen Eiern entwickeln sich aus den mit mehr Chromatin ausgestatteten Eizellen durch die Befruchtung Weibchen, aus den chromatinärmeren Eiern Männchen.

Es erscheinen also immer die **Keimzellen des einen Geschlechtes bezüglich der Geschlechtsbildung gleichheitlich** („homozygot") (S. 29 ff.), **die Keimzellen des anderen Geschlechtes** hinsichtlich der Geschlechtsbildung **ungleichheitlich** („heterozygot". S. 34) veranlagt. Über das Geschlecht des aus der Verschmelzung einer männlichen und weiblichen Keimzelle hervorgehenden Individuums fällt somit die Keimzelle des bezüglich der Geschlechtsbildung **ungleichheitlich** (heterozygot) veranlagten Organismus (Geschlechtes) die Entscheidung.

Ist nun das Geschlecht tatsächlich eine gleich anderen angeborenen Merkmalen vererbliche Eigenschaft, so fragt sich's: Kennen wir **sonst** Vererbungsvorgänge, bei denen zwei Eigenschaften so unter die Nachkommen zur Verteilung gelangen, daß eine Hälfte immer die eine, eine andere Hälfte die andere Eigenschaft besitzt??

Diese **Erscheinung entspricht streng dem Vererbungsmodus,** der uns entgegentritt, **wenn man einen Bastard** (F_1) zweier, bezüglich Vererbung der jeweils fraglichen Eigenschaften den **Mendelschen Regeln** folgender Rassen **mit einer der beiden Stammrassen rückkreuzt** (S. 102); und zwar der Rückkreuzung von: F_1 dominant oder intermediär mit dem rezessiven Typ nach dem Schema

$$Ab \times bb$$
$$Ab \quad bb \quad bb \quad bA =$$

50 % (Ab, bA) dominante oder intermediäre Individuen.
50 % (bb, bb) rezessive Individuen.

Wir erhielten, wenn wir das Geschlecht als mendelndes Merkmal betrachten, folgendes Ergebnis:

1. M (dominant) = männlich; w (rezessiv) = weiblich:

M × w

F_1: Mw, d. h. nur Männchen, mit denen nicht weitergezüchtet werden kann.

Zwecks Erhalt einer weiteren Generation wäre die Paarung notwendig: Mw × ww. Sie ergibt:

Mw Mw = 50 % dominant heterozygote Männchen; ww ww = 50 % rezessiv homozygote Weibchen;

oder 2. W (dominant) = weiblich; m (rezessiv) = männlich:

W × m

F_1: Wm, d. h. nur Weibchen, mit denen nicht weitergezüchtet werden kann.

Zwecks Erhalt einer weiteren Generation wäre die Paarung notwendig: Wm × mm. Sie ergibt:

Wm Wm = 50 % dominant heterozygote Weibchen. mm mm = 50 % rezessiv homozygote Männchen.

Das Ergebnis ist also, der Erwartung entsprechend, immer gleichviel Männchen und Weibchen.

Bevor wir uns mit den Fällen tatsächlichen Vorkommens dieser eben geschilderten Geschlechtsvererbungstypen in der Natur befassen (S. 150 ff.), wollen wir erst kurz noch der Frage nähertreten, woher denn die geschlechtliche Gemischtrassigkeit („Bastard“-Eigenschaft) der Männchen oder der Weibchen bei bestimmten Tiergattungen rührt, bzw. wie diese geschlechtliche „Heterozygotie“ wohl erstmals entstanden ist:

Die ungleichgeschlechtliche Veranlagung eines solchen Geschlechtsbastardes kommt dadurch zustande, daß jeweils bei seiner Erzeugung zwei ungleiche Chromosomen im befruchteten Keim zusammentreffen. Aus einem solchen Keim entwickelt sich bei Mensch, Beuteltier, Huhn und verschiedenen Insekten ein Männchen, beim Seeigel u. a. Formen ein Weibchen. Weibchen bzw. Männchen erzeugen hier wie dort an Hand der Reduktionsteilung wieder reife Keimzellen, wobe die Anlage für Weiblichkeit (V- bzw. X-Chromosom) in die eine, die Anlage für Männlichkeit (Z- bzw. Y-Chromosom) jeweils in die andere Keimzelle zugeteilt wird. (Die Anlage für Männlichkeit kann natürlich auch im Fehlen einer Anlage für Weiblichkeit (V, X) bestehen[1]).

Von selbst wird nun Heterozygotie entstehen, wenn von zwei zueinander gehörigen Chromosomen das eine verändert, geschwächt wird oder überhaupt verloren geht.

[1]) a) Bei der Reduktionsteilung in der Samenmutterzelle liegen einander gegenüber:

Bei Heterozygotie des Männchens 1 X- und 1 Y-Chromosom oder
1 X- und kein anderes Chromosom.
Bei Homozygotie des Männchens 2 Z-Chromosomen.

Es wäre das also — gegenüber der Gemischtrassigkeit durch Kreuzung — eine Gemischtrassigkeit (Heterozygotie) durch **Anlagenausfall oder Anlagenveränderung,** bewirkt durch irgendwelche äußere oder innere Einflüsse. In dieser Weise müssen wir uns wohl ursprünglich die geschlechtliche Heterozygotie entstanden denken.

Ein Beispiel von der Entstehung solch geschlechtlicher Heterozygotie geben uns nach den Untersuchungen von Boveri und Schleip[1]) (1911) besondere Fälle von Generationswechsel bei Fadenwürmern, bei denen geschlechtliche (aus echten Männchen und Weibchen bestehende) Generationen mit Zwittergenerationen abwechseln:

Rhabdonema nigrivenosum lebt getrenntgeschlechtlich in Schlammerde; die Nachkommen sind Zwitter, die in der Lunge des Frosches schmarotzen. Wie ist das möglich? —

Die freilebenden Weibchen sind geschlechtlich homozygot, die Eier enthalten 6 Chromosomen; die freilebenden Männchen sind geschlechtlich heterozygot veranlagt, die Samenfäden enthalten zur Hälfte 6, zur Hälfte 5 Chromosomen. Da letztere Samenfäden aber zugrunde gehen, enthalten die befruchteten Keime alle 12 Chromosomen.

Zunächst entwickeln sie sich anscheinend zu Weibchen, doch gestalten sich die Keimdrüsen zu Zwitterdrüsen um: es entstehen in bestimmten Gebieten derselben Eier, in anderen Samenfäden. Die Eizellen enthalten wieder 6 Chromosomen, — in den Samenzellen sind 7 Chromosomen: 5 Autochromosomen (Anm. 3, S. 144) und ein in zwei Stücke gespaltenes X-Chromosom zu sehen. Bei der letzten Reifeteilung spalten sich die 5 Autochromosomen (Äquationsteilung), die 2 X-Chromosomen rücken ungeteilt auseinander; aber diese so langsam, daß die Teilungsfurche erscheint, ehe das eine X-Chromosom in die ihm zuständige Tochterzelle gelangt ist: es wird von der Teilungsfurche mit etwas Plasma ausgestoßen. Auf diese Weise entstehen verschiedene funktionsfähige Samenfäden: solche mit 5 und solche mit 6 (5 + X) Chromosomen. Die mit den ersteren befruchteten Eier ergeben die Männchen, die mit den letzteren befruchteten die Weibchen der freilebenden Generation.

Bisher haben wir die Annahme, daß die Vererbung des Geschlechts nach der **Mendel**schen Regel erfolge, wobei das eine Geschlecht immer geschlechtlich gleichheitlich veranlagt (reinrassig), das andere geschlechtlich ungleichheitlich (gemischtrassig) veranlagt wäre, nur an **Hand der** heute vorliegenden **Ergebnisse der Keimzellenlehre,** der Chromosomenlehre, abgeleitet und erhärtet. Jetzt wollen wir der Frage nähertreten, wie weit diese Annahme auch **auf experimentellem Wege,** an der Hand praktischer Züchtungsversuche Bestätigung zu erfahren vermag.

Gelegenheit zur Prüfung dieser Frage bieten die Fälle der schon früher (S. 122 ff.) erwähnten „geschlechts-

b) Bei der Reduktionsteilung der Eimutterzelle:
Bei Heterozygotie des Weibchens 1 Y- und 1 Z-Chromosom.
Bei Homozygotie des Weibchens 2 X-Chromosomen.
Es ergeben sich somit:
1. Bei Heterozygotie des Männchens:
50% Samenfäden mit X-, 50% mit Y-Chromosomen bzw.
50% „ „ X-, 50% ohne Chromosom.
Sämtliche Eier besitzen das X-Chromosom.
2. Bei Heterozygotie des Weibchens:
50% Eier mit Y-, 50% mit Z-Chromosom.
Alle Samenfäden besitzen das Z-Chromosom.

[1]) Vgl. dazu auch P. Kammerer, Bestimmung des Geschlechts. S. 51 ff.; L. Plate, Vererbungslehre. S. 256/259 und die dort angegebene Spezialliteratur.

begrenzten" Vererbung, bei der bestimmte Rassenmerkmale immer nur bei dem einen Geschlecht in Erscheinung treten, sich von Generation zu Generation immer nur entweder auf das Männchen oder auf das Weibchen übertragen.

Denn auch aus der Übertragungsweise solcher geschlechtsabhängiger Merkmale bei bestimmten Formen geht hervor, daß die von uns nach den Ergebnissen der Keimzellenforschung angenommene geschlechtliche Heterozygotie des Männchens oder Weibchens in der Natur vorkommt.

Je nachdem die Heterozygotie das Männchen oder Weibchen betrifft, unterscheiden wir den sog. **Abraxas-** oder den **Drosophilatyp.**

1. Abraxastyp.

Vom Stachelbeerspanner, Abraxas grossulariata, kommt in der Natur neben der gewöhnlichen Form[1]) noch eine Varietät Lacticolor (Milchfarben) vor, die sich durch ein starkes Zurücktreten der schwarzen Zeichnung von der Stammform unterscheidet; diese Varietät findet sich nur als Weibchen; die gewöhnliche Form ist dominant.

Kreuzt man beide Formen, so ergibt sich folgendes Bild[2]):

1. ♂ vom Typ × ♀ Lacticolor
   F_1 : ♂ und ♀ vom Typ
   F_2 : 3/4 ♂ und ♀ im Typ : 1/4 Lact.-Weibchen (typisches Mendeln und Geschlechtsabhängigkeit).
2. Wird nun ein F_1 ♂ im Typ gepaart mit einem Lact. ♀, so erhalten wir 50% ♂, ♀ im Typ : 50% Lact. ♀ **und** ♂, also diesmal auch Lact.-Männchen.

Jetzt vermögen wir auch die umgekehrte Kreuzung auszuführen:

3. Ein typisches F_1 ♀ × Lact. ♂ ergibt **50%** ♂ vom Typ : **50%** Lact. ♀; also gleichviel Männchen und Weibchen sowie Geschlechtsabhängigkeit der Farbmerkmale.

Der Zuchtversuch ergibt für uns neben der Tatsache, daß die Geschlechtsabhängigkeit solcher Merkmale gebrochen und somit eine besondere Eigenschaft des Weibchens (hier die Lacticolor-Farbe) auch auf das Männchen (2) übertragen werden kann, vor allem den Schluß:

Das unter 3. verwendete typische (F_1-)Weibchen muß auch hinsichtlich seines Geschlechts — nicht bloß, wie selbstverständlich, hinsichtlich der Farbmerkmale — **gemischtrassig** (und dominant) gewesen sein, das hinsichtlich seines Farbmerkmales reinrassige Männchen dagegen muß es auch hinsichtlich seiner geschlechtlichen Veranlagung gewesen sein. Anders ist das Auftreten von je 50%

---

[1]) Gelb- und schwarzgefleckter Leib, die weißen Flügel besitzen rundliche schwarze Flecken, die Vorderflügel außerdem zwei dottergelbe Querbinden.

[2]) T♀ × L♂ (s. oben u. 2, 3):
in F_1 : 50% T♂ und 50% L♀ (also sog. „Überkreuzvererbung"),
in F_2 (T♂ × L♀) : T♂, ♀ und L♀, ♂ (keine Geschlechtsabhängigkeit).

Männchen und Weibchen mit geschlechtsabhängiger Farbzeichnung nicht verständlich.

Das männliche Geschlecht ist also bei Abraxas immer mm (reinrassig),

das weibliche Geschlecht dagegen immer Wm (gemischtrassig).

Als weitere Belege für geschlechtliche (und geschlechtsabhängige) Gemischtrassigkeit beim Weibchen (Wm) und Reinrassigkeit beim Männchen (mm) sind nach den vorliegenden Untersuchungen zu nennen:

Colias philodice, der gemeine Gelbling in Nordamerika (Gerould);

der Kanarienvogel (Durham), bei dem die grüne, schwarzäugige Form dominiert über die zimtfarbene, die als Nestlinge ♀ rote Augen aufweisen;

die Haushühner[1], die verschiedene dem Abraxastyp folgende Eigenschaften und Merkmale aufweisen: so die Sperberzeichnung (D) (vgl. S. 122) (Spillmann, Goodale, Pearl-Surface, Morgan-Goodale); die starke Wintereierproduktion[2] (D);

weiter verschiedene Federfarben und -zeichnungen[3].

Anschließen könnte man den aus Zuchtversuchen gewonnenen Belegen mit Vorbehalt die Fälle, in denen aus mikroskopischer Untersuchung der Chromosomen oder sonstigen Beobachtungen Anhaltspunkte für die Gemischtrassigkeit der Weibchen gewonnen wurden, wie beim Seeigel, bei Dinophilus (zweierlei Eier), bei Wasserflöhen, Rädertieren;

dann die Fälle, in denen bei sonst getrennt geschlechtlichen Tieren in echten Eierstöcken die Bildung und Reifung von Samenfäden beobachtet wurde (Seesterne, Hering, Frosch, Kiefenfuß).

2. Der Drosophilatyp.

Die amerikanische Obstfliege, Drosophila ampelophila, zeigt nach den Untersuchungen Morgans neben den gewöhnlichen Tieren mit roten Augen auch Individuen mit weißen Augen, die immer als Männchen auftreten; die rote Form ist dominant über die weiße.

Die Kreuzungen verlaufen hier gerade umgekehrt wie bei Abraxas:

1[4]. ♀ vom Typ × ♂ A (weiß)
   F_1: ♂♀ vom Typ
   F_2: ³/₄ ♂ und ♀ im Typ : ¹/₄ A-Männchen (typisches Mendeln und Geschlechtsabhängigkeit).

2. Wird nun ein F_1 ♀ im Typ gepaart mit einem A-Männchen, so erhalten wir 50% ♂, ♀ im Typ : 50% A ♂ und ♀, also diesmal A-Weibchen.

Jetzt vermögen wir auch die umgekehrte Kreuzung auszuführen:

3. Ein typisches F_1 ♂ × A ♀ ergibt 50% ♀ vom Typ : 50% A ♂, also gleichviel Männchen wie Weibchen und Geschlechtsabhängigkeit der Farbmerkmale.

Hier ergibt der Zuchtversuch neben der (wieder) erwiesenen Möglichkeit, die Verbindung zwischen Farbmerkmalen und Geschlecht zu brechen, d. h. die Weißäugigkeit vom Männchen auf das Weibchen

---

[1]) Die Ergebnisse der Keimzellenforschung sprächen hier für Gemischtrassigkeit des ♂ (zweierlei Samenfäden).

[2]) Bei Kreuzung von Plymouth-Rocks und Cornish-Games.

[3]) Vgl. L. Plate. Vererbungslehre. Leipzig 1913. S. 253/254.

[4]) T ♂ × A ♀ (s. oben u. 2, 3):
   in F_1: 50% T ♀ und 50% A ♂ (sog. „Überkreuzvererbung").
   in F_2 (T ♀ × A ♂): T ♂, ♀ und A ♂, ♀ (keine Geschlechtsabhängigkeit).

zu übertragen (2), den Schluß, daß das (unter 3 verwendete) Männchen hinsichtlich seines Geschlechts **gemischtrassig** und dominant (das Weibchen bezüglich des Geschlechts reinrassig und rezessiv) sein muß; denn anders wäre das Auftreten von je 50 % Männchen und Weibchen mit geschlechtsabhängiger Augenfarbe nicht zu erklären.

Das männliche Geschlecht ist also bei Drosophila immer Mw (gemischtrassig),

das weibliche Geschlecht immer ww (reinrassig).

Die geschlechtliche Gemischtrassigkeit des Männchens (Mw) bei Reinrassigkeit des Weibchens (ww) ist **auch bei Pflanzen** festgestellt worden. Berühmt sind hier die Versuche von C. Correns an der **Zaunrübe (Bryonia)**[1]: Er kreuzte Bryonia dioica, die gemeine Zaunrübe, eine zweihäusige, getrenntgeschlechtliche[2]) („diözische") Pflanze, mit einer zweiten Art. der weißblütigen Zaunrübe, Bryonia alba, die einhäusig, zwitterig[4]) („monözisch")[3]) ist. Von der zwitterigen Form muß man annehmen, daß ihre Geschlechtszellen beide Geschlechtstendenzen vereinigen; bei der zweihäusigen Form können Ei bzw. Pollen sich hinsichtlich ihrer geschlechtlichen Veranlagung verschieden verhalten.

I. B. dioic. ♂ × B. dioic. ♀ ergab 50 % ♂ und 50 % ♀ Pflanzen (-Bastarde);
II. B. dioic. ♀ × B. alb. ♂ ergab ausschließlich ♀ Bastardpflanzen;
III. B. dioic. ♂ × B. alb. ♀ ergab 50 % ♂ und 50 % ♀ Bastardpflanzen.

II und III zeigen, daß die „Zweihäusigkeit" vollkommen über Einhäusigkeit dominiert; weiter wird uns das Ergebnis der Versuche II und III nur verständlich durch Annahme, daß B. dioica zweierlei Pollen liefert, also in der männlichen Pflanze Mw ist, somit Keimzellen M und w, die weibliche Pflanze von B. dioica als ww aber nur Keimzellen w liefert. Die Versuche stellen sich hiernach folgendermaßen dar:

I. M + w × w = Mw + ww = 50 % ♂ und 50 % ♀ Pflanzen;
II. w × ⚥[5]) = w (⚥) = nur ♀ Bastardpflanzen;
III. M + w × ⚥ = M (⚥) + w (⚥) = 50 % ♂ und 50 % ♀ Bastardpflanzen.

Weiter werden noch in der Richtung einer bestehenden geschlechtlichen Gemischtrassigkeit des Männchens die Fälle gedeutet, in denen typische Hoden gut entwickelte Eier hervorbrachten, wie beim Flußkrebs, bei Spinnen, bei der Krabbe, beim Lungenfisch usw. (vgl. S. 167).

Die einander (im umgekehrten Verhältnis) vollkommen entsprechenden Züchtungsergebnisse beim Abraxas- wie beim Droso-

[1]) Vgl. auch C. Kronacher, Züchtungsbiologie. S. 190/191.

[2]) Ein Individuum trägt immer nur männliche Blüten mit Pollen, ein anderes weibliche Blüten mit Eizellen in den Fruchtblättern.

[3]) Staubblüten (männlich) und Stempelblüten (weiblich) wachsen immer auf ein und demselben Pflanzenindividuum.

[4]) Bezüglich des Vergleiches von zwittrigen Pflanzen und Tieren sei im Zusammenhange mit unseren obigen Darlegungen auch auf Correns' „Über den Unterschied von tierischen und pflanzlichen Zwittern" verwiesen (Biolog. Zentralblatt, Bd. 36, 1916): Im Tierreiche ist die Zwittrigkeit sekundär, bei den Blütenpflanzen umgekehrt die Getrenntgeschlechtigkeit stammesgeschichtlich jünger, aus der Zwittrigkeit entstanden (von den Moosen hergeleitet).

Getrenntgeschlechtige Blütenpflanzen vermögen aber ausnahmsweise wieder auf den zwittrigen Zustand zurückzufallen, wie er vielleicht durch die zwittrigen Stücke des sonst zweihäusigen Melandrium vertreten wird (phylogenetisch vergleichbar mit den Zwittern von Angiostoma).

[5]) ⚥ ist das Zeichen für Zwittrigkeit der Keimzellen (von Br. alb.), die nach der Annahme von Correns **geschlechtlich überhaupt gleichgültig wären**, d. h. **keine** Neigung zur Entwicklung eines bestimmten Geschlechtes hätten; vgl. auch Correns.

philatyp nach Richtung der Geschlechtsvererbung wie der Vererbung der geschlechtsabhängigen Merkmale werden, wie schon angedeutet wurde, auf **mendelistischem Wege** befriedigend erklärt; in der Weise, daß man, wie gezeigt, das **eine** Geschlecht als **heterozygot** (Mw bzw. Wm) denkt und eine zwischen den dominanten Geschlechtsfaktoren (M bzw. W) einerseits und den dominanten Faktoren der geschlechtsabhängigen Merkmale andererseits bestehende **Abstoßung** annimmt. Bei der Bildung der Keimzellen des heterozygoten Geschlechtes könnten die beiden dominanten Faktoren also nicht in die gleiche Keimzelle (Gamete) einwandern, — eine Vorstellung, die ja durch das uns bekannte Verhalten der X-Chromosomen eine Stütze erfährt.

Je nachdem die mendelistische Erklärung der Geschlechtsvererbung und Vererbung der geschlechtsabhängigen Merkmale an Hand der Presence-Absence-Theorie (S. 106) oder der Grundfaktor-Supplementtheorie (S. 107) gegeben wird, ist die Annahme von bestimmten Faktoren bzw. die Schreibweise der erklärenden Formeln im Einzelfalle eine verschiedene. Je größer die Zahl der für eine befriedigende, den Ergebnissen der jeweiligen Versuche entsprechende Lösung angenommenen Faktoren ist, desto komplizierter wird natürlich die ganze Erklärungsweise.

Reicht nun diese an Hand der Annahme einer Heterozygotie des **einen** Geschlechts erfolgende mendelistische Deutung aus, die Vorgänge und Verhältnisse bei der Geschlechtsvererbung für alle uns heute vorliegenden Beobachtungen und Tatsachen restlos und endgültig zu erklären?

Eine Reihe von Beobachtungen bei Versuchen und aus der Natur legen eine Verneinung dieser Frage nahe. Eine Anzahl von Anzeichen läßt vielmehr vermuten, daß **jedes Geschlecht** — auch das geschlechtlich anscheinend homozygote — **auch die Anlagen des anderen** Geschlechtes **in verborgenem Zustande** enthält bzw. zu vererben und gegebenenfalls zur Entfaltung zu bringen vermag:

1. Zunächst kennen wir ja eine derartige Gemischtrassigkeit beider Geschlechter schon bei den Formen, die, wie die Pflanzenläuse und Hautflügler, zweierlei Samenzellen, aber auch zweierlei Eizellen bilden.

2. Weiter bilden die **primären**[1] **und sekundären**[2] **Geschlechtsmerkmale** („Sexualcharaktere") eine Stütze für die Annahme der doppelgeschlechtlichen Veranlagung:

---

[1]) Das sind die eigentlichen Geschlechtsorgane, vor allem die Keimdrüsen (Hoden, Eierstock), die verschiedene Keimzellen (Samenfäden, Ei) bilden.

[2]) Alle Geschlechtsmerkmale, die außerhalb der eigentlichen Geschlechtsorgane für das Männchen oder Weibchen kennzeichnend sind. Sie werden im besonderen noch in Abteilung IV (im Abschnitt 6, 1. Kap. V.) eingehendere Besprechung finden.

a) Die primären Geschlechtsmerkmale insofern, als Entwicklung (gemeinsame Anlage) und Bau[1]) der Geschlechtsorgane beim Säuger darauf hinweisen, daß die erste Anlage der Geschlechtsorgane bei beiden Geschlechtern durchaus zwittrig gebaut ist, demnach also auch beide Geschlechtsfaktoren, die Erbanlagen, für beide Geschlechter vorhanden sein müssen.

b) Es kommt auch nicht selten vor, daß bei einzelnen Individuen getrenntgeschlechtlich lebender Tiere die Geschlechtsdrüsen zwittrig gebaut sind („Pseudohermaphroditismus")[2]), indem auf beiden Seiten sich Hoden und Eierstöcke finden oder auf der einen Seite beide, auf der anderen nur das eine Organ oder auch auf der einen Seite ein Hode, auf der anderen ein Eierstock. Doch sind nie beide Geschlechtsdrüsen arbeitsfähig, sondern sie sind beide verkümmert, oder es erscheint nur die eine von beiden normal.

c) Sind die Geschlechter der Art, der ein solcher Zwitter angehört, nach ihren sekundären Geschlechtsmerkmalen stark verschieden, so tritt häufig eine auffallende Mischung dieser sekundären Merkmale[3]), die ja mit den primären nach ihrer Anlage (man denkt sich verschiedentlich die „Faktoren" für beide im gleichen Chromosom gelagert bzw. zeitlich lokalisiert) und ihrer Ausbildung (bei den Säugetieren abhängig von den Keimdrüsen, vgl. Abt. IV, Abschn. 6, 1. Kap. V.) in enger korrelativer Verbindung stehen, in Erscheinung. Beim Menschen ist ja nach dieser Richtung das Auftreten funktionierender Brüste (Gynäkomastie) bei rein männlicher äußerlicher Beschaffenheit, das Erscheinen eines Vollbarts bei sonst rein weiblicher Erscheinung, bei Ziegen- und Schafböcken das reichliche Funktionieren der Milchdrüsen (vgl. Abt. IV, Abschn. 6, 1. Kap. V.) bekannt.

d) Bei der engen korrelativen Verbindung der immer zusammen auftretenden primären und sekundären Geschlechtsmerkmale, die man sich, wie schon oben angedeutet ist, durch Zusammenlagerung bzw. zeitliche Lokalisation der bedingenden Faktoren in dem gleichen Chromosom veranlaßt denkt, weist das Auftreten gegengeschlechtlicher sekundärer Geschlechtsmerkmale im Alter (nach Erlöschen der Funktionen der Geschlechtsdrüsen) sowie nach der in der Jugend vorgenommenen Kastration nicht allein auf das verborgene Vorhandensein der Anlagen für die gegengeschlechtlichen sekundären, sondern auch der primären Geschlechtsmerkmale in jedem Organismus hin.

Wir werden derartige Fälle noch bei Besprechung der sekundären Geschlechtsmerkmale an anderer Stelle (Abtg. IV, Abschn. 6, 1. Kap. V.) in größerer Zahl kennen lernen.

e) Auch die angebliche Tatsache, daß bei männlichen Artbastarden verschiedentlich die sekundären Geschlechtsmerkmale der Art sich zeigen, der die Mutter angehörte[4]) (umgekehrt auch bei weiblichen Bastarden), spricht, wie das L. Plate erwähnt, für eine doppeltgeschlechtliche Veranlagung eines jeden Organismus!

3. Besondere — die wichtigsten — Hinweise für die Annahme solcher verborgenen doppelgeschlechtlichen Veranlagung eines jeden Organismus bietet eine Reihe von **Zuchtversuchen:**

Wir müssen zunächst auf Correns' **Versuche mit der Zaunrübe** zurückgreifen, um etwas nachzuholen: die Tatsache, daß Bateson eine andere Erklärung für den Ausfall dieses Versuches gegeben hat:

---

[1]) Bei männlichen Säugetieren findet sich eine vagina masculina (männliche Scheide), d. h. ein Rest des Müllerschen Ganges (aus dem beim weiblichen Säugetierkeim Eileiter, Uterus und Scheide hervorgehen), umschlossen von der Vorsteherdrüse. Bei den weiblichen Säugern dagegen lassen sich stets Reste des (beim männlichen Embryo zum Samenleiter umgebildeten) Urnieren-(Wolffschen) Ganges als Anhängsel des Eierstockes nachweisen.

[2]) Im Gegensatze zum wahren, echten Hermaphroditismus, wobei beide Arten von Geschlechtsdrüsen auch funktionsfähig sind.

[3]) „Gynandromorphismus".

[4]) Bekannt ist hier, daß aus Kreuzung Fasan ♀ × Haushuhn ♂ männliche Bastarde mit den Eigenschaften des männlichen Fasans hervorgehen sollen, die dann natürlich von der Fasanhenne übertragen sein müssen.

Er nimmt an, daß das **Weibchen** heterozygot und dominant sei, ferner, daß die Pollen und Samen der einhäusigen Br. alb. **nicht** geschlechtlich tendenzlos seien, deren Pollenkörner vielmehr alle die Neigung hätten, Weibchen zu liefern. Demnach ergäbe sich folgendes Bild (vgl. S. 153):

I. m × W + m = mW + mm = 50 % ♂ und 50 % ♀ Pflanzen.

II. W + m × Pollen von Br. alb. [mit der Tendenz, Weibchen zu liefern: m (= W)] = WW + mW = nur weibliche Bastardpflanzen (W dominant).

III. m × Samen von Br. alb. ♀; = mW + mm = 50 % ♂ und 50 % ♀ B.-Pflanzen.
= ⚥ = mW.

Wie man sieht, erlaubt der Versuch 2 entgegengesetzte Deutungen (Mw und ww — mm und Wm), wie sie übrigens gleicherweise auch auf andere der von uns früher berührten Fälle angewendet wurden.

Diese Möglichkeit doppelter Deutung legt unwillkürlich den Gedanken nahe, ob die Deutung, wie wir sie solchen Fällen bisher durch die Annahme der geschlechtlichen Gemischtrassigkeit des einen Geschlechts gegeben haben, nicht am Ende nur vorübergehenden erklärenden Wert hat; ob der wahre Grund solcher Erscheinungen nicht vielmehr in einer Gemischtrassigkeit **beider** Geschlechter gelegen ist, die, für gewöhnlich bei einem Geschlecht verborgen bleibend, unter gewissen Umständen in Wirksamkeit und Erscheinung zu treten vermag.

Hierher zählt dann an erster Stelle auch Correns' **Spitzwegerich-Versuch:**

Der Spitzwegerich (Plantago lanceolata) weist neben rein weiblichen, rein zwitterblütigen Pflanzen („Gynodiözie") auch Pflanzen auf, an denen weibliche und Zwitterblüten in verschiedener gegenseitiger Anzahl vertreten sind („Gynomonözie").

Bei Befruchtung rein weiblicher Pflanzen mit zwitterigen erhält man in der Nachkommenschaft: 1. reine Weibchen (der größte Teil), 2. reine Zwitter (nur wenige, können auch fehlen), 3. Übergänge zwischen reinen Zwittern und reinen Weibchen, und zwar: überwiegend weibliche (fast wie 1, Staubgefäße verkümmert; zeigen aber in der Nachzucht steigenden Prozentsatz an Zwittern); — weibliche und zwitterige zu gleichen Teilen; — überwiegend zwitterige.

An Hand dieser vielfach abgestuften Geschlechtlichkeit wurde auf Grund des Ergebnisses der Befruchtung dreier verschiedener weiblicher Pflanzen mit Pollen von zwei verschiedenen Pflanzen festgestellt, daß ebenso die Samen auf die Pollenkörner wie die Pollenkörner auf die Samen bei der Befruchtung Einfluß nehmen, daß das Überwiegen des männlichen und weiblichen Geschlechtes in der Nachkommenschaft durch das Zusammenwirken beider Geschlechter entschieden wird und nicht von einem derselben abhängt[1]).

Bei Shulls vielbesprochenen und verschieden gedeuteten Zuchtversuchen mit der im allgemeinen getrenntgeschlechtlichen, verschiedentlich aber auch zwitterig vorkommenden Lichtnelke (Lychnis) — durch Selbstbefruchtung von Zwittern, Bestäubung von weiblichen Pflanzen mit Pollen einer zwitterigen bzw. einer männlichen Pflanze — fanden sich, soweit reine Männchen und Weibchen auftraten, unter diesen manchmal auch Zwitter und umgekehrt; besonders zwitterig modifizierte Männchen, aber auch Weibchen: was dahin zu deuten wäre, daß sowohl Männchen wie Weibchen die Fähigkeit besitzen, auch die gegengeschlechtlichen Geschlechtsorgane zu bilden.

Im Tierreich ist aus den noch zu erwähnenden (S. 166/67) Versuchen R. Hertwigs für den Frosch auch bekannt, daß es neben reinen Männchen und Weibchen auch überwiegend männliche und überwiegend weibliche Zwitter gibt, bzw. daß der geschlechtsvererbende Einfluß nicht bloß von einem, sondern von beiden Geschlechtern ausgeht.

Bei den Versuchen Doncasters und Raynors mit dem Stachelbeerspanner und seiner milchfarbenen Abart (vgl. S. 151) traten teilweise auch erhebliche Abweichungen nach Zahl und Geschlecht bzw. Geschlechtsabhängigkeit der Merkmale zutage, welche den theoretischen Voraussetzungen nicht entsprachen. Sie wären, wie L. Plate betont, nicht als unglückliche Zufälle (Doncaster), sondern nur auf dem Wege zu erklären, daß die R-(rezessive) Form immer latent (verborgen) auch die D-(dominante) Form entält, so daß diese unter bestimmten Umständen wider Erwarten in Erscheinung zu treten vermag.

[1]) Bezüglich der Einzelheiten verweise ich auf Correns: „Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts". Berlin 1907; auf R. Hertwigs „Veröffentlichung über den Stand des Sexualitätsproblemes" und P. Kammerers übersichtliche Ausführung und Darstellung dieses Versuches: „Bestimmung und Vererbung des Geschlechts". S. 58/59. D. V.

Von besonderem Interesse ist der Brake-Goldschmidtsche Versuch mit dem **Schwammspinner** (Lymantria dispar) und seiner großen und anders gefärbten ostasiatischen Abart (Var. japonica), weil wir hier auch den Grund des auffallenden Verlaufes des Zuchtversuches kennen lernen:

L. d. ♂ × L. j. ♀ ergibt normale Bastard-♂ und -♀ im Verhältnis je 50 %.

L. d. ♀ × L. j. ♂ dagegen ergibt scheinbar lauter Bastard-Männchen: Bei genauerem Zusehen jedoch zeigt es sich, daß die Hälfte davon Weibchen sind, deren äußere Geschlechtsmerkmale zwar überwiegend männlich sind, die aber normalen Eierstock mit entwicklungsfähigen Eiern besitzen: Es liegt also hier ein Fall von sog. „Gynandromorphismus“ (S. 155) vor.

Die aus den Eiern gewonnene Enkelgeneration weist unter den 50 % Weibchen 5/8 normale und 3/8 männchenähnliche („gynandromorphe“) auf.

Diesen Ausfall des Versuchs kann man, da die Männchen in den Zuchten immer normal sind, wohl dem Abraxastyp (Männchen mm, Weibchen Wm) einreihen, wenn man mit L. Plate annehmen will, daß der Faktor W' (für die sekundären weiblichen Geschlechtsmerkmale bei L. d.) nicht vollständig dominant ist über **m'** (die sekundären männlichen Geschlechtsmerkmale bei L. j.): deswegen zeige W'm einen gemischten Charakter:

1. L. d. ♂ mm' × L. j. ♀ W**W**'m**m**' = W**W**'m**m**' + mm'm**m**'
   (Keimzellen mm') (Keimzellen W**W**', m**m**') ♀ + ♂
2. L. d. ♀ WW'mm' × L. j. ♂ m**m**' = WW'm**m**' + mm'm**m**'
   (Keimzellen WW', mm') (Keimzellen m**m**') gynandrom. ♀ ♂

Ein seinerzeit von Brake unternommener und von Goldschmidt nachgeprüfter Versuch bringt uns Aufklärung über die Ursachen, welche solche Abweichungen (Wechsel der Dominanz von W' über **m'**) auszulösen imstande sind, und weist uns gleichzeitig darauf hin, daß wir auch hier kaum mit der Annahme der Gemischtrassigkeit nur eines Geschlechtes auskommen.

Brake hatte mit dem japanischen Schwammspinner durch acht Jahre Inzucht (Verwandtschaftszucht) getrieben und schon von der fünften Generation ab solche „Mannweibchen“ in den Zuchten erhalten, später aber auch männliche Scheinzwitter (Männchen mit weiblichen Merkmalen); was also in dem einen Falle durch Kreuzung erreicht wurde, gelang in diesem Falle durch **Inzucht:** die Hervorrufung gegengeschlechtlicher Merkmale beim Weibchen und Männchen.

Man muß daraus den Schluß ziehen, daß **keines** der beiden Geschlechter geschlechtlich **vollkommen reinrassig** (homozygot) veranlagt ist, jedes vielmehr verborgen auch die (mit den primären eng verbundenen) Anlagen für die sekundären Merkmale des anderen Geschlechtes besitzt.

Deshalb mußte man auch, soweit Fälle, wie die zuletzt angeführten u. a. an Hand komplizierter Faktorenzusammenstellungen, — auf die hier nicht weiter eingegangen werden soll, — den Mendelschen Regeln eingegliedert wurden, davon absehen, Männchen oder Weibchen als geschlechtlich vollkommen homozygot anzusehen; man mußte vielmehr **beide** Geschlechter mehr (Weibchen)[1] oder weniger (Männchen)[1] **als doppeltgeschlechtlich veranlagt** betrachten, wobei allerdings trotz der gemischtrassigen Veranlagung für gewöhnlich im Weibchen der weibliche, im Männchen der männliche Charakter vollkommen dominant ist über den männlichen bzw. weiblichen und damit eben dann das eine Geschlecht reinrassig erscheint.

Zur Erklärung eines gegenteiligen Falles nun, wie des obigen, hat man Dominanzwechsel angenommen und zu Hilfstheorien gegriffen, wie der von Goldschmidt in die Geschlechtsvererbungslehre eingeführten Theorie von der „relativen Potenz“ (erblichen Durchschlagskraft) der Merkmale[2]):

Hiernach käme jeder geschlechtlichen Erbanlage (jedem Faktor) eine bestimmte Krafteinheit, eine bestimmte „Potenz“ zu, auf Grund deren sie einer anderen Einheit überlegen oder unterlegen ist. So wäre beispielsweise eine Potenzeinheit des männlichen Geschlechtsbestimmers M dominant über eine Potenzeinheit F des weiblichen Geschlechtsbestimmers usw.; zwei Potenzeinheiten FF wären aber einer Einheit M überlegen usw. Durch eine auf Grund irgendwelcher Einflüsse

[1]) Vgl. S. 158.

[2]) Vgl. S. 124 ff.; Valenz.

erfolgende Verstärkung (Vermehrung der Potenzeinheiten) der erblichen Potenz des sonst nicht in Erscheinung tretenden (des rezessiven) Merkmals, wie beim Weibchen des männlichen, oder durch Abschwächung der erblichen Potenz des anderen Geschlechtscharakters könnten nun die Dominanzverhältnisse sich ändern: Und so träten dann zum Beispiel in Ausnahmefällen beim japanischen Schwammspinner durch Potenzabnahme des Männchen- oder Weibchencharakters auf Grund der Inzucht[1]) sog. „Mannweibchen" bzw. Weibchen mit männlichen Merkmalen zutage.

Nimmt man an Hand der zahlreich erwähnten Beobachtungen und Versuche an, daß jeder vielzellige Organismus, ob Männchen oder Weibchen, doppeltgeschlechtlich[2]) veranlagt ist, d. h. in **seinen Keimzellen** auch die (primären und sekundären) **Anlagen des anderen Geschlechtes enthält,** so erübrigte noch, zu untersuchen:

1. Wie sich diese Erkenntnis mit der von uns gleichfalls festgestellten Erscheinung verträgt, daß das Geschlecht bei der Vererbung der Mendelschen Regel folgt, bzw. inwieweit die Mendelsche Regel allgemeine Gültigkeit für die Geschlechtsvererbung besitzt.

2. Wie weit sich diese Annahme doppeltgeschlechtlicher Veranlagung beider Geschlechter mit unseren Feststellungen hinsichtlich des Bestehens und der Wirksamkeit von „Geschlechts-Chromosomen" vereinbaren läßt.

3. Welcher Art dieses Bestehen einer „verborgenen" gegengeschlechtlichen Anlage im Keime ist.

Zu 1. Hinsichtlich der **Gültigkeit der Mendelschen Regel für die Geschlechtsvererbung** ist zu bemerken, daß das Geschlecht in der Überzahl der Fälle zweifellos dem alternativen Modus, in dem entweder Männchen oder Weibchen erzeugt werden, folgt.

Um jedoch die Einfügung komplizierter Fälle nach Art der Inzuchtergebnisse bei Lymantria japonica in das alternative Vererbungsschema zu ermöglichen, müssen, wie gezeigt (S. 157), die Annahme doppeltgeschlechtlicher Veranlagung beider Geschlechter, aber auch Hilfstheorien über den Dominanzwechsel (S. 157/158) zur Erklärung herangezogen werdnn. Ob derartige Erklärungsweise dauernden Wert behalten und die bindende Darstellung der Geschlechtsvererbungsform auch in jenen Fällen werden bilden können, in denen, wie vor allem bei den Artbastarden, in Gestalt der Zwitter Übergänge zwischen Männchen und Weibchen nach Richtung der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale auftreten, muß die Zukunft lehren. Bei den Zwittern, bei denen die primären und sekundären Geschlechtsmerkmerkmale des Männchens und Weibchens mehr oder minder ausgedehnt in Mischung (Zwischenform) oder nebeneinander (Mosaikvererbung) auftreten, liegt zunächst intermediäre Vererbung vor.

[1]) Daß die Inzucht die bewirkende Ursache ist, geht daraus hervor, daß durch Einpaarung eines europäischen Schwammspinners in die Brakesche Inzucht sofort normale Geschlechtstiere erzielt wurden.

[2]) Geschlechtlich „heterozygot" ist.

Die Unfruchtbarkeit der Artbastarde ermöglicht nun leider fast nie die Feststellung, ob es sich hier um eine dauernde Form intermediärer Vererbung handelt oder ob in F_2 sich wieder Aufspaltung in reine Männchen oder Weibchen ergeben würde. Im Falle der Kreuzung vom Lym. ♀ × Lym. jap. ♂, wo eine Enkelgeneration aus den Eiern erstellt werden konnte, trat diese Spaltung tatsächlich ein. Auch die Fälle, in denen getrenntgeschlechtliche und zwitterige Generationen regelmäßig abwechseln, wie beim Fadenwurm, Rhabdonema nigriv. (S. 150), könnte man nach P. Kammerer als intermediäre Vererbung (Zwitter aus den reinen Männchen und Weibchen) mit darauffolgender Aufspaltung (aus den Zwittern wieder reine Männchen und Weibchen) auffassen. Der Mendelschen Regel entspräche allerdings auch diese Aufspaltung nicht vollkommen, da sonst ja in den getrenntgeschlechtlichen Generationen neben reinen Männchen und Weibchen auch Zwittter ($^2/_4$) auftreten müßten. Nach dem gleichen Autor könnte man dagegen von dauernder intermediärer Geschlechtsvererbung, ohne Aufspaltung, dort sprechen, wo (von den meisten höheren Blütenpflanzen abgesehen), wie bei den Lungenschnecken, den Seescheiden, Ringelwürmern u. ä., alle aufeinanderfolgenden Generationen nur Zwitter sind.

Ob eine derartige besondere Form der Vererbung, die intermediäre Vererbung **bei der Geschlechtsvererbung** unter bestimmten (extremen) Umständen regelmäßig den alternativen Modus ergänzt oder ersetzt, bzw. in welchen Fällen und in welcher Weise das geschieht, muß zukünftigen Beobachtungen und Untersuchungen vorbehalten bleiben. Jedenfalls zweifelt heute ein Teil ernster Forscher auf Grund obenerwähnter Erscheinungen an der allgemeinen Gültigkeit der Mendelschen Regel **für** die **Geschlechtsvererbung**.

Zu 2. Die Annahme doppeltgeschlechtlicher Veranlagung aller Individuen, männlicher wie weiblicher, vermag wohl in Einklang gebracht zu werden mit den bekannt gewordenen Erkenntnissen der Keimzellen- und im Besonderen der **Chromosomenforschung:**

Zweifellos bestehen zwar eine Reihe von Tierarten, bei denen vom einen Geschlecht zweierlei (am häufigsten wohl zweierlei Samenfäden), vom anderen nur einerlei Keimzellen geliefert werden, so daß das eine Geschlecht als reinrassig, das andere als gemischtrassig zu betrachten ist und dadurch das Zahlenverhältnis der Geschlechter auf 1 : 1 (50 % Männchen, 50 % Weibchen) sich stellt: Diese Tatsachen stehen aber der Auffassung nicht im Wege, daß auch das geschlechtlich „reinrassige“ Geschlecht die Anlagen für das andere Geschlecht in verborgener Weise enthält: Diese „verborgenen“ Anlagen, die unter gewöhnlichen Umständen nicht in Erscheinung treten, nicht wirksam sind, können in demselben Chromosom ruhen, das auch die unter gewöhnlichen Umständen sichtbar werdenden, die „aktiven“ Anlagen enthält. Genaueres über die Zusammensetzung der Chromosomen, die man ja unseres Erachtens am besten nur als zeitweise Lokalisationsformen bestimmter „Gene“

bestimmter Erbpotenzen (vgl. S. 157), betrachtet, ist uns mit den bisherigen Hilfsmitteln noch nicht bekannt geworden.

Zu 3. Wie hätten wir uns nun dieses „Verborgensein" der gegengeschlechtlichen Anlagen zu denken?

Die Mendelsche Vererbungslehre kennt vor allem eine Möglichkeit, nach der eine im befruchteten Keim vorhandene Anlage am Inerscheinungtreten gehindert werden kann, — die „Rezessivität" einer Merkmalsanlage. In F_1 wird ein solches rezessives Merkmal von dem entsprechenden dominanten (des betreffenden „Allelomorphenpaares", vgl. S. 95 und 104) verdeckt; in F_2 tritt es aber bei 25% der Nachkommenschaft sofort wieder in Erscheinung; die rezessive Merkmalsanlage ist also zwar zeitweilig verdeckt, sie ist aber ebenso wie die sie verdeckende dominante wirksam vorhanden: sie ist „aktiv". Betrachten wir die männlichen und weiblichen Geschlechtsanlagen als ein „Allelomorphenpaar", bei dem die eine Geschlechtsanlage dominant über die andere ist, so kann, wie wir wissen (S. 148/149 u. a. O.), das dominante Geschlecht nur gemischtrassig (heterozygot), das rezessive nur reinrassig (homozygot) vorhanden sein; aus der andauernden Kreuzung beider ergibt sich das Auftreten der zwei Geschlechter in annähernd gleicher Zahl: beide Geschlechtsanlagen, auch die rezessive, sind in wirksamer, aktiver Form zugegen. Außerdem müssen wir aber, zum mindesten beim homozygot veranlagten Geschlecht, die gegengeschlechtlichen Anlagen nochmals als in völlig unwirksamem, in **latentem** Zustande vorhanden annehmen, aus dem sie durch ganz besondere Umstände zur Wirksamkeit, zur Aktivität erweckt werden können. Wir sähen also hier die Notwendigkeit, neben dem der Mendelschen Vererbungslehre entnommenen Begriffe der „Rezessivität" noch den schon für entbehrlich gehaltenen, älteren der **„Latenz"** wieder aufzunehmen.

Je nachdem man nun auch dem dominanten, an sich gemischtrassigen (heterozygoten) Geschlecht oder nur dem geschlechtlich reinrassigen, dem homozygoten Geschlecht die gegengeschlechtlichen Anlagen latent (in Klammern gestellt) zuteilt, hätten wir für den Abraxas- und Drosophilatyp folgende Darstellung [1]):

Abraxastyp:

1. ♀ WW'mm' (mm'), ♂ mm mm' (ww')

oder 2. ♀ WW'mm', ♂ mm' (ww')

Drosophilatyp:

1. ♂ MM'ww' (ww'), ♀ ww ww' (mm')

oder 2. ♂ MM'ww', ♀ ww' (mm').

Im erst angenommenen Falle besäße also zum Beispiel bei dem wohl häufigeren Drosophilatyp (männliche Gemischtrassigkeit) das Männchen die männlichen geschlechtlichen Anlagen in aktiv dominanter, dann die weiblichen in aktiv rezessiver Form, außerdem nochmals die weiblichen Geschlechtsanlagen in nicht aktiver (= ohne besondere Umstände nicht entwicklungsfähiger) Form; im Weibchen dagegen wäre die eigene Geschlechtsanlage in aktiver und außerdem noch die männliche in latenter (nicht aktiver) Form vorhanden. So erklärte sich nach P. Kammerer auch „die häufig beobachtete größere Wahrscheinlichkeit

---

[1]) M bzw. m = männliche, W bzw. w = weibliche primäre Geschlechtsanlage; der dominante Faktor groß geschrieben;
M' bzw. m' = männliche, W' bzw. w' = weibliche sekundäre Geschlechtsanlage; der dominante Faktor groß geschrieben.

und Leichtigkeit des Auftretens weiblicher oder (was fast dasselbe ist) kindlicher Merkmale beim Männchen".

Im zweitgedachten Falle, wie ihn L. Plate annimmt, enthielte das eine Geschlecht beide Geschlechtsfaktoren im aktiven Zustand, den einen dominant, den anderen rezessiv, das andere Geschlecht dagegen den einen Geschlechtsfaktor im aktiven, den anderen im latenten Zustande.

Es erübrigt nun noch ergänzend die Erledigung der Frage, **wann** bei der Entwicklung des einzelnen Geschlechtsindividuums **über das Geschlecht endgültig entschieden wird,** und **welche besonderen Einflüsse** es **unter Umständen** ermöglichen könnten, **die latente,** unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht wirksam zu werden vermögende **Anlage** ganz oder teilweise in Tätigkeit zu versetzen, zu **„aktivieren".**

Beide Fragen stehen, wie wir gleich sehen werden, in innigem Zusammenhange.

Was den **Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung** betrifft, so unterscheidet man:

a) 1. Eine **„progame"** Geschlechtsbestimmung, insofern die Keimzellen (Ei, Samenfaden) schon vor der Befruchtung geschlechtlich differenziert, d. h. nach ihrer Größe (wie verschiedentlich die Eier) oder nach sonstigen Merkmalen (X-Chromosom usw.) als männlich oder weiblich bestimmt zu erkennen sind.

Eine derartige „progame" Geschlechtsbestimmung liegt vor beim Abraxastyp mit seinen zweierlei, durch Besitz oder Fehlen eines X-Chromosoms gekennzeichneten Eiern.

2. Eine **„syngame"** Geschlechtsbestimmung, wenn die Festlegung des Geschlechtes durch die Befruchtung erfolgt.

Dieser Fall trifft zu für den meistverbreiteten Drosophilatyp und für etwaige kombinierte Typen (zweierlei Samenfäden und zweierlei Eier). Man könnte übrigens diesen Typ mit seinen n + X-Eiern insofern auch als „progam" bezeichnen, als diese Eier ohne Befruchtung (bei Parthenogenese) sich zweifellos zu Männchen entwickeln würden, also schon geschlechtlich bestimmt sind.

Das Kennzeichnende ist der Entscheid bei der Befruchtung.

Zu diesem Typ zählt wohl die Überzahl der Tiere.

Dafür, daß die Keimzellen geschlechtlich vorbestimmt bzw. zum mindesten bei der Befruchtung schon geschlechtlich differenziert sind, spräche, wie wir hörten (S. 142/143), auch das biogenetische Grundgesetz: Denn, wenn die geschlechtliche Trennung schon bei einzelligen Lebewesen durchgeführt ist, dann wird sie bei den Vielzelligen wohl auch schon zu jener Zeit vorhanden sein, zu der sie angeblich den Zustand angenommener einzelliger „Urwesen" zum Beginn ihrer individuellen Laufbahn wiederholen.

Aber auch die allgemein bekannte Tatsache der Gleichgeschlechtlichkeit aus demselben Ei hervorgegangener Früchte spricht vor allem entschieden dafür, daß das Geschlecht schon zu Beginn der individuellen Entwicklung, also mindestens im befruchteten Ei, festgelegt ist:

Bei verschiedenen Tiergattungen zerfällt das befruchtete Ei während der Furchung in zwei oder mehr Stücke, die zu vollständigen, sämtliche von einer gemeinsamen Eihülle (Chorion, vgl. Abschn. 6, 2. Kap. 2. c., Abtg. IV) umschlossenen Individuen heranreifen. Es zerfällt das Ei der Schlupfwespen der Familie Chalcis auf dem Morula-Stadium (S. 18) in eine Anzahl von Zellhaufen, die sich alle zu gleichgeschlechtlichen Wespen entwickeln. Bei den Gürteltieren finden sich immer mehrere, nachweislich (v. Jehring, Fernandez) aus einem Ei stammende Junge gleichen Geschlechts in einer Keimblase[1]), so bei Tatusia hybrida sieben bis neun, bei Tatusia novemcinctata (Fig. 48) (Newman und Patterson) vier. Auch für den Menschen und für die großen Haussäugetiere nimmt man allgemein an, daß die von gemeinsamer Eihülle umschlossenen kleinen Zwillinge und bestimmte Doppelmißbildungen aus einem (geteilten) Ei stammen, über das Geschlecht also zum mindesten im befruchteten Ei der Entscheid gefallen gewesen sein muß.



Fig. 48. Aufgeschnittene Keimblase von Tatusia novemcinctata. (Nach Newman und Patterson aus Plate, Vererbungslehre.)

b) 3. Eine **„epigame“** Geschlechtsbestimmung, wenn die Bestimmung des Geschlechts erst nach der Befruchtung, während der Entwicklung erfolgt:

Die ältere Anschauung ging dahin, daß der Keim geschlechtlich nicht bestimmt, „indifferent“, sei, das Geschlecht vielmehr erst nachträglich auf Grund irgendwelcher innerer und äußerer Einwirkungen bestimmt werde.

Diese Anschauung stützte und stützt sich hauptsächlich auf die Fälle, in denen weibliche Merkmale an Männchen, männliche an Weibchen, verschiedentlich sogar noch in höherem Alter in Erscheinung treten; vor allem aber auf die seltenen, uns noch bekannt werdenden Versuchsfälle, in denen eine vollkommene Umstimmung

[1]) Jedes Junge besitzt natürlich sein eigenes Ammion (innere Eihaut); sie liegen aber sämtliche in einem gemeinsamen Chorion (äußere Eihaut) (vgl. Abschn. 6, 2. Kap. 2. c., Abtg. IV).

des schon festgelegten Geschlechts in das Gegengeschlecht beobachtet werden konnte.

Zwischen diesen beiden sich anscheinend unvereinbar gegenüberstehenden Anschauungen von der bestehenden Vorbestimmung des Geschlechtes in den Keimzellen vor oder bei der Befruchtung einerseits und der Annahme einer Geschlechtsbestimmung erst zu späterem Zeitpunkt während der Entwicklung andererseits scheint die uns bekannt gewordene, heute an Hand zahlreicher Beobachtungen und Versuche viel vertretene Theorie von der doppeltgeschlechtlichen Veranlagung der männlichen und weiblichen Keimzellen eine Brücke schlagen zu können: Insofern als diese (progame und syngame) Vorbestimmung für die Entwicklung eines bestimmten Geschlechtes zwar unbedingt besteht, die überall verborgen vorhandene Veranlagung für das Gegengeschlecht aber die Möglichkeit des nachträglichen, ganzen oder teilweisen Hervortretens der gegengeschlechtlichen Merkmale offen läßt, **wenn** durch ganz besondere Umstände die Einflüsse, welche diese verborgen vorhandenen gegengeschlechtlichen Anlagen in der Entwicklung niederhalten oder verkümmern lassen, aufgehoben werden. Fällt diese Hemmung weg, dann kommen die verborgenen gegengeschlechtlichen Merkmale zur Entwicklung.

Welcher Art nun diese Einflüsse sind, die das Geschlecht in ganz bestimmter Richtung vorausbestimmen oder sich entwickeln lassen bzw. die Entwicklung der gegengeschlechtlichen, verborgen vorhandenen Merkmale verhindern, darüber haben wir heute keine sichere Kenntnis. Man nimmt an, daß es Fermente[1]) (Enzyme) sind, wie sie ja im ganzen Haushalt der höheren Lebewesen eine so hervorragende Rolle spielen. Besonders Woltereck vertritt die Anschauung, daß es sich um solche „Geschlechtsfermente" handle, deren eines immer auf der unwirksamen Vorstufe („Proferment") stehen bleibe (beim Männchen das weibliche und umgekehrt), wobei die Erreichung der Stufe des wirksamen Fermentes oder nur des Profermentes (und damit natürlich an letzter Stelle die Bestimmung des Geschlechts) im Einzelfalle noch von besonderen fermentartigen Beförderungs- und Hemmungsstoffen abhängig gedacht ist.

Welches sind nun die Einflüsse, die ihrerseits wieder diese Hemmungs- und Beförderungsstoffe, die ja auch beide in den „geschlechtserregenden" Chromosomen enthalten sein können, in Tätigkeit setzen, „aktivieren"?

Damit wären wir bei der Frage nach jenen äußeren und inneren Einflüssen, welche letzten Endes die Geschlechtsbestimmung und -gestaltung bedingen und im Falle ihrer Klarlegung unter Umständen die willkür-

---

[1]) Eiweißstoffe, die, ohne sich selbst zu verändern, große Mengen anderer Stoffe chemisch umzusetzen vermögen (vgl. auch Abtg. V, Abschn. 7, B: Ernährung).

liche Geschlechtsbestimmung erlaubten, d. h. **bei der Frage der Geschlechtsbestimmung selbst.**

Der Vollständigkeit wegen möge zum Schlusse des über Geschlechtsvererbung Gesagten nur kurz erwähnt sein, daß in der Wissenschaft derzeit auch eine Richtung vorhanden ist, welche die Auffassung des Geschlechtes als vererbbaren Merkmales nach Art der Rassenmerkmale, also eine eigentliche Vererbung des Geschlechtes, überhaupt verneint. Die für diese Anschauung vorgebrachten Gründe sind jedoch weder überzeugend noch ausreichend genug durch Beobachtungen gestützt, um hier näher darauf einzugehen und vor allem die uns bekannt gewordenen ganz unzweifelhaften Belege für das Bestehen der Geschlechtsvererbung zu erschüttern oder gar bindend zu widerlegen.

D. Geschlechtsbestimmung.

Mit der Frage, ob und wie weit die Bestimmung des Geschlechts von gewissen für uns erkennbaren und unter Umständen von uns auch willkürlich ausnutzbaren Einflüssen abhängt, hat sich zuerst die Statistik befaßt.

Trotz der großen Menge der zur Klärung der Frage gesammelten Beiträge vermochten diese aber eine irgendwie befriedigende Lösung nicht zu geben. Abgesehen davon, daß die einschlägige Statistik sich außer mit dem Menschen nur mit den Verhältnissen bei den Haustieren und Nutzpflanzen, also bei ganz bestimmten Klassen von Lebewesen, befaßte, die statistischen Ergebnisse auch unter sich und mit dem Ausfall der Versuche sehr häufig in unmittelbarem Widerspruche standen, erscheint die Statistik auch, zumal in ihrer älteren Form, zur alleinigen Lösung derartiger biologischer Fragen überhaupt nicht geeignet. Sie berücksichtigt eben, wie wir das schon bei Bewertung der statistischen Methode für die Erforschung der Vererbungsgesetze sahen, die Verschiedenheit der biologischen Verhältnisse bei den in ihr Zahlenmaterial einbezogenen Fällen nicht oder nicht genügend und vermag so die Beziehungen zwischen Ursache und Wirkung nicht klarzulegen.

Die Ergebnisse der diesbezüglichen statistischen Forschungen [1]) können deshalb auch nur geringen Wert nach Richtung der Aufklärung über die Geschlechtsbestimmungsverhältnisse bei den jeweils behandelten Klassen des Tier- und Pflanzenreichs im einzelnen wie auch nach Seite einer allgemein-biologischen Lösung der Frage beanspruchen. Ihr Wert liegt vielmehr in dem übereinstimmend aus ihnen sprechenden Hinweise, **daß** unleugbar Einflüsse zu bestehen scheinen, durch die das normale Geschlechtsverhältnis (50% ♂, 50% ♀) verschoben werden kann, und daß diese verschiebenden Einflüsse sich im besonderen auf den Ernährungszustand und den Reifezustand der Produkte der Keimdrüsen beziehen. Diese

---

[1]) Sie finden sich zum erheblichen Teil bei P. Kammerer — Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. S. 71 m. 74 — in kurzer, sehr klarer und übersichtlicher Weise zusammengestellt, worauf wir etwa an der einschlägigen Spezialliteratur interessierte Leser besonders hinweisen möchten. Im besonderen sei bezüglich einschlägiger Literaturangaben auch auf P. W. Siegel: „Gewollte und ungewollte Schwankungen der weiblichen Fruchtbarkeit, Bedeutung des Kohabitationstermines für die Häufigkeit der Knabengeburten“, Berlin 1917, verwiesen.

Ergebnisse der Statistik haben natürlich auch die experimentelle Forschung in der Frage der Geschlechtsbestimmung in ganz bestimmte, nach erwähnter Richtung liegende Bahnen gelenkt.

Im Nachstehenden wollen wir uns kurz mit diesen Versuchen und ihren Ergebnissen befassen:

Äußere oder innere, geschlechtsbestimmend wirkende Faktoren werden ihren Einfluß zur Unterdrückung des „vorbestimmten" bzw. zur Förderung der Entwicklung des Gegengeschlechts (Wechsel der Dominanz bzw. Aktivierung der latenten Anlage, S. 156/161) nur geltend machen können,

a) wenn und solange die im elterlichen Organismus gebildeten, geschlechtlich vorbestimmten Keimzellen oder der befruchtete bzw. in Entwicklung begriffene Keim noch im vollen Besitze der beiderlei entwicklungsfähigen Geschlechtsanlagen[1]) sich befinden, — oder

b) wenn es sich um tatsächliche (echte) Zwitterorganismen handelt.

Da nach unseren bisherigen Feststellungen alle jetzt vorliegenden Beobachtungen und Versuche auf dem Gebiete der Geschlechtsvererbung und der Keimzellenlehre fast ausnahmslos für eine progame (S. 161) (bzw. syngame) Geschlechtsbestimmung sprechen, werden — von zwitterigen Organismen abgesehen — die geschlechtsbestimmenden Einflüsse in der Hauptsache nach Richtung einer Beeinflussung der in der Bildung begriffenen Keimzellen zu suchen bzw. zu prüfen sein. Doch hat die moderne experimentelle Forschung natürlich auch der Möglichkeit einer „epigamen" willkürlichen Geschlechtsbestimmung ihr Augenmerk zugewendet.

Vor allem haben sich die Versuche damit befaßt, **bei Zwittern** willkürlich die Entwicklung des einen Geschlechts zu unterdrücken.

Die Versuche betreffen zunächst zwitterblütige **Pflanzen** — Farrenkräuter (Osmunda und Cystopteris), Schachtelhalme (Equisetum), Grünalgen, Mais u. a. —, bei denen auf Grund bestimmter Ernährungsbedingungen, durch Einflüsse des Lichtes, Dichtheit der Aussaat usw. Umwandlung zwitteriger Organismen in eingeschlechtliche beobachtet werden konnte.

Auch bei zwitterigen **Tieren** ließen sich ähnliche Ergebnisse erzielen. So gelang es zum Beispiel beim grünen Armpolypen (Hydra viridis) durch karge Ernährung die Eibildung, durch reichliche Ernährung die Hodenbildung zu unterdrücken.

Im Anschlusse hieran seien kurz die wichtigsten Beobachtungen und Versuche wiedergegeben, die sich mit der Frage befaßten, ob und wieweit durch äußere oder innere Einflüsse auch den — in der Möglichkeit ja auch zwitterigen[2]) — Keimzellen **getrenntgeschlechtlicher Lebewesen** willkürlich der männliche oder weibliche Geschlechtscharakter aufgeprägt werden kann (d. h. ob durch Unterdrückung der einen, Beförderung der

[1]) Der Anlagen des Gegengeschlechts in aktiv rezessivem oder latentem Zustande (S. 160).

[2]) Weil nach der dargelegten verbreiteten Annahme beide Geschlechtsanlagen enthaltend („potentiell zwitterig", wie P. Kammerer sich ausdrückt).

anderen von beiden Geschlechtsanlagen der „in der Möglichkeit zwitterige" Organismus der Keimzellen also gewissermaßen in einen willkürlich bestimmten eingeschlechtlichen umgewandelt werden kann).

Wir müssen uns hier zunächst mit den Beobachtungen und Untersuchungen an **Tiergattungen mit Generationswechsel** beschäftigen, bei denen, wie bei den Wasserflöhen, Rädertieren und Blattläusen (S. 146/147), jungfräuliche Weibchengenerationen der warmen mit zweigeschlechtlichen Generationen der kühleren Jahreszeit abwechseln. Sie vermögen uns vielleicht zunächst Aufschluß zu geben über die wirksamen Ursachen, welche den Übergang von der Doppelgeschlechtlichkeit zur Eingeschlechtlichkeit zur Folge haben, und wie weit hier äußere Beeinflussungen erfolgreich sind.

Die Untersuchungen, auf deren Einzelheiten hier nicht weiter eingegangen werden kann, ergaben, daß es **innere** Ursachen nicht näher bekannter Art sind, welche den Kreislauf der zwei- und eingeschlechtlichen Generationen[1]) bedingen, daß aber eine sog. „labile" („sensible" S. 32) Periode besteht, in der durch **äußere** Bedingungen die Keimzellen beeinflußt werden können: in der Weise, daß zum Beispiel in dieser Zeit das Auftreten von Männchen und Dauereiern bei einer Daphnie (Simocephalus) unterdrückt, der Beginn der Zweigeschlechtlichkeit also hinausgeschoben werden kann.

Als solche in der „labilen" Periode wirksame äußere Einflüsse erwiesen sich: reichliche Fütterung und hohe Temperatur (bei den Daphniden auch reines Wasser), — sie begünstigten die Fortdauer der jungfräulichen Generationen; dann Mangel an Nahrung, Kälte und Ansammlung von ammoniakalischen Abfallstoffen im Wasser, — sie haben beschleunigtes Erscheinen der getrenntgeschlechtlichen, Begattung übenden Generationen zur Folge.

Für die Möglichkeit willkürlicher Beeinflussung des Geschlechtscharakters der Keimzellen durch äußere Einwirkungen auf die Eltern während der Entwicklung der Keimprodukte[2]) könnten wir nach P. Kammerer zunächst Popoffs Wärmekulturen des Glockentierchens (Carchesium polypinum) anführen: Hier beförderte hohe Temperatur die Entstehung von Makrogameten, von weiblichen, niedere Temperatur die Entstehung von Mikrogameten, von männlichen Geschlechtszellen.

Beim Meeresringelwurm (Dinophilus apatris), der größere, Weibchen erzeugende und kleinere, Männchen erzeugende Eier aufweist, vermehrt sich die Zahl der Männchen in Wärmekulturen sehr erheblich. Es ist das eine indirekte Temperaturwirkung durch Steigerung des Stoffwechsels und vergrößerten Nahrungsverbrauch: die größeren weiblichen Eimutterzellen entstehen nämlich durch Verschmelzung mehrerer bis zu bestimmter Größe herangewachsener Eizellen, die männlichen Eier aus kleineren. Wird nun bei der Wärme der Stoffumsatz gesteigert, so erlangen nicht mehr so viele Eimutterzellen die zur Erreichung der Verschmelzungsgröße notwendige Nahrungsmenge: es entstehen deshalb ob der vielen kleinbleibenden Eizellen bedeutend mehr Männchen.

Endlich zählen hierher die Versuche an Fröschen und Kröten, besonders die bekannten Versuche von R. Hertwig und Kuschakewitz am Frosch:

Je nachdem H. D. King Männchen und Weibchen der nordamerikanischen Kröte vor Abgabe ihrer Keimzellen in warmem oder kaltem Wasser hielt, also Samen und Ei bis zu ihrer Vereinigung auf diesem Wege beeinflußte, stieg die Zahl der Weibchen bzw. Männchen erheblich an.

---

[1]) Aus den kleiner werdenden unbesamten Eiern der jungfräulichen Daphniden-Weibchen gehen allmählich auch Männchen hervor; es erfolgen Begattungen, deren Ergebnis dann wieder Dauereier sind, die sich im Frühjahr wieder zu Weibchen entwickeln (S. 146).

[2]) Im besonderen wären im Anschlusse an das Obengesagte hier aus neuester Zeit die Versuche D. D. Whitneys bezüglich willkürlicher Änderung des Geschlechtes bei Rädertieren (Journ. Exper. Zool. Philadelphia, Bd. 17, 1914, 545—558; Biol. Bulletin Woods Hoole, Bd. 29, 1915, 41—45. Vgl. auch P. Mayers Referat in den Naturwissenschaften, 1916, Nr. 17) anzuführen:

Aus den Eiern der Rädertiere entwickeln sich, wie bekannt, zumeist nur Weibchen, und nur ab und zu auch Männchen. Durch ausschließliche Fütterung seiner Hydatinen mit dem farblosen Protozoen Polytoma konnte W. durch nahezu 300 Generationen ausschließlich Weibchen erhalten. Bei reichlicher Fütterung mit dem grünen Protozoen Chlamydomonas dagegen erschienen in der Enkelgeneration 85—87 % Männchen. Die Art der Ernährung der Weibchen bestimmte somit anscheinend das Geschlecht der Enkel. Der Einfluß ging so weit, daß bei Rückversetzung von der grünen zur farblosen Nahrung wieder nur Weibchen erschienen.

Beim Frosch erwies sich das **Alter der Eier im Augenblicke der Befruchtung** als innerer geschlechtsbestimmender Einfluß.

R. Hertwig und Kuschakewitz fanden übereinstimmend, daß je **überreifer** die Eier, desto mehr männliche Tiere aus den befruchteten Keimen entstehen, ja daß Eier bei einer Überreife von 72—89 Stunden (Befruchtung durch dasselbe Männchen) überhaupt nur mehr Männchen lieferten. In gleicher Weise ergeben auch künstlich befruchtete frühreife Eier vorwiegend Männchen. Die Weibchen walten um so mehr vor, je mehr das Ei zur Zeit der Befruchtung auf dem Höhepunkt seiner Reife sich befindet[1]).

Zur Erklärung dieser Erscheinung hält L. Plate die Annahme am nächstliegenden, daß im überreifen Ei entweder der Faktor für Weiblichkeit ganz in den rezessiven oder latenten Zustand zurückgedrängt wird, oder daß im Eileiter zwei Sorten von Eiern (Abraxas-Typ) vorhanden seien, von denen die weibliche infolge der Überreife abstürbe. R. Hertwig nimmt an, daß die Weibchen erzeugenden Chromosomen bei den überreifen Eiern in die Polzellen (Richtungskörperchen, S. 78), gelangen oder daß die X-Chromosomen durch die einschneidende Reifungsfurche erfaßt und für sich allein ausgestoßen werden.

Der Einfluß des Reifezustandes des Samens zeigte sich insofern, als die Benützung des Samens noch nicht in die Brunstperiode eingetretener Männchen bei den Nachkommen das Auftreten indifferenter Geschlechtsdrüsen begünstigte. Deutlich trat der Einfluß des Alters des Samens bei den Salamander-Versuchen P. Kammerers zutage: je länger keine Begattung stattfand, sondern die Befruchtung nur aus dem in der Kloakentasche des Weibchens aufbewahrten Samenvorrate erfolgte, desto mehr nahm die Zahl der Männchen in der Nachkommenschaft zu.

Von Interesse ist, nebenbei bemerkt, aus den Froschversuchen von Hertwig und Kuschakewitz noch, daß Samen und Ei sich auch nach anderer Richtung gegenseitig beeinflußten, nämlich nach Richtung baldiger oder später Geschlechtsdifferenzierung[2]), je nachdem sie für die einzelnen Individuen, von denen die Keimzellen stammten, ihrem Herkunftsort nach gerade typisch war-

Hinsichtlich der Einzelheiten dieser sehr interessanten Versuche muß ich auf die Originalarbeiten verweisen.

Hier einschlägig und von erheblichem Interesse sind die neuesten Untersuchungen von P. W. Siegel[3]) über die Bedeutung des Kohabitationstermines für die Häufigkeit der Knabengeburten.

Abgesehen davon, daß Siegel nach seinen Beobachtungen Alter der Eltern und Geburtenzahl als mitbestimmende Ursachen der kindlichen Geschlechtsbestimmung zu erkennen glaubt, legt er vor allem dem Reifezustande des Eies bestimmende Bedeutung für die Art und Ausbildung des kindlichen Geschlechts bei, so daß der Zeitpunkt der Kopulation ausschlaggebend für das Geschlecht der Kinder wäre:

Nach seinen genauen Beobachtungen an verheirateten Frauen von Kriegsurlaubern entstanden aus den Kohabitationen

- in der Zeit vom 1. bis 9. Tag nach Menstruationsbeginn 40 Knaben, 5 Mädchen = 89% Knaben,
- in der Zeit vom 10. bis 14. Tag nach Menstruationsbeginn 22 Knaben, 23 Mädchen,
- in der Zeit vom 15. bis 23. Tag nach Menstruationsbeginn 3 Knaben, 29 Mädchen = 91% Mädchen,
- in der Zeit vom 24. bis 26. Tag nach Menstruationsbeginn 0 Knaben, 0 Mädchen,
- in der Zeit vom 27. bis 28. Tag nach Menstruationsbeginn 4 Knaben, 0 Mädchen = 100% Knaben.

Er erklärt dieses Ergebnis in folgender Weise:

Bei den in 28tägigem Zyklus menstruierenden Frauen fällt der Follikelsprung in die Zeit vom 10. bis 15. Tag nach Menstruationsbeginn. Kurz nach dieser Zeit müssen deshalb junge Eier vorhanden sein. Aus jungen Eiern entstünden aber, wie auch die Versuche von Hertwig u. a. zeigten, weibliche Individuen. Eine Kopulation zeitig nach dem Eiabgang aus den Eierstocksfollikeln (Ovulation), also ungefähr vom 15. Tage an, führe deshalb zur Entstehung von Mädchen. Männliche Individuen entstünden dagegen nach Hertwig aus überreifen Eiern. Knaben ergäben sich deshalb aus Kopulationen kurz vor der Menstruation

[1]) Plate, Vererbungslehre. § 44, S. 295.

[2]) Die Geschlechtsdrüsen beim Frosch erhalten sich verhältnismäßig sehr lange Zeit, unter Umständen noch lange nach der Verwandlung der Quappe, noch geschlechtlich unentschiedenen Charakter.

[3]) Vgl. Anm. S. 164.

oder zwischen Menstruation und Follikelsprung: Wenn am 5. Tage nach Menstruationsbeginn Kopulationen stattfänden, so wären nach den vorliegenden Beobachtungen schon am 8. Tage keine lebenden Spermatozoen im weiblichen Geschlechtsapparat vorhanden. Der Follikelsprung, also ein neuer Eiabgang, hat aber noch nicht stattgefunden. Aus diesen Kohabitationen entstünden jedoch nach den Beobachtungen Siegels Knaben. Das befruchtete Ei müßte deshalb aus dem vorhergehenden Follikelsprung nach der vorletzten Menstruation stammen[1]). Dieses Ei wäre aber am 5. Tage nach dem neuen Menstruationsbeginn schon 19 Tage alt, also stark überreif im Sinne Hertwigs. Die Überreife beginnt kurz vor Einsetzen der jeweiligen neuen Menstruation.

Mädchen entstünden also in der Hauptsache aus den Kopulationen in der Zeit vom 15. bis 23. Tag nach Menstruationsbeginn, Knaben aus den Kopulationen unmittelbar vor der Menstruation oder am 1. bis 9. Tage nach Menstruationsbeginn. Im letzteren Falle wären infolge der erhöhten Empfängnisfähigkeit natürlich die Aussichten noch günstiger als bei Kohabitationen unmittelbar vor der Menstruation.

Die Zeiten vom 10. bis 15. Tage und vom 24. bis 26. Tage nach Menstruationsbeginn wären Übergangszeiten und lieferten Geschlechtsverhältnisse, die eine Vorausbestimmung nicht gestatteten.

Bei allen Formen des Menstruationszyklus ergäbe der 1. bis 7. Tag Knaben, der 18. bis 19. Tag Mädchen.

Die Vorausbestimmungszahlen hätten eine Wahrscheinlichkeit von 90%.

Inwieweit diese an sich interessanten, aber doch an einem verhältnismäßig wenig umfangreichen Material gewonnenen Beobachtungsschlüsse tatsächlichen allgemeingültigen Verhältnissen entsprechen, müssen weitere, an großem, durchaus einwandfreiem Zahlenmaterial weitergeführte Untersuchungen zeigen. —

Von Interesse ist in dieser Richtung die bei den Tierzüchtern verschiedentlich verbreitete Annahme, daß die Zeit des Deckens innerhalb der Brunstperiode, ob zu Beginn oder am Ende derselben, einen Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen habe.

K. Deinert hat nach Richter[2]) diesbezügliche Beobachtungen angestellt:

In 12 von Deinert beobachteten Fällen bei Kühen, die von zwei verschiedenen Bullen gedeckt waren, fiel ein Bullenkalb, wenn sie gegen Ende der Brunst zum Bullen geführt wurden. Deinert ging dabei von der Erfahrung aus, daß die Brunst bei den Kühen ungefähr 36 Stunden dauert.

Bei Sauen erzielte er. bei Annahme einer Dauer des Rauschens von etwa 24 Stunden, bei Decken zu Anfang der Brunst 7 männliche und 3 weibliche, bei Decken zu Ende der Brunst 8 weibliche und 2 männliche Ferkel; bei Hunden durch Decken zu Beginn der Läufigkeit (3 Tage) 3 männliche und 4 weibliche Welpen, durch Decken zum Schlusse 2 männliche und 8 weibliche Welpen.

Der Umfang der Versuche ist viel zu klein, um überhaupt irgendwie als beweiskräftig erscheinen zu können.

Systematische Versuche und Beobachtungen in dieser Richtung böten aber zweifellos erhebliches Interesse. —

Weiter mag noch erwähnt sein, daß besonders in bäuerlichen Kreisen Schlesiens, teilweise auch anderwärts, die Anschauung vertreten ist, Kühe, die mit vollem Euter gedeckt werden, brächten ein Kuhkalb, Kühe, die mit leerem Euter gedeckt werden, ein Bullenkalb.

Urban[3]) hat in einer schlesischen roten Ostfriesenherde dahingehende Beobachtungen angestellt und bei Benutzung verschiedener Bullen in 60 Fällen, in denen die Kühe vor dem Melken, also mit vollem Euter gedeckt wurden, 51 Kuhkälber und 9 Bullenkälber, in 75 Fällen, in denen die Kühe nach dem Melken gedeckt wurden, 8 Kuhkälber und 67 Bullenkälber erzielt.

Einen Versuch willkürlicher Geschlechtsbestimmung durch Beeinflussung der Keimzellen bei höheren Tieren bildet Russos Kaninchenversuch, bei dem er durch Einspritzung oder Fütterung von Lezithin das Geschlechtsverhältnis nach Richtung vorwiegender Weiblichkeit verschoben zu haben annimmt. Die für die Geschlechtsbildung bedingenden Stoffe glaubt er im Zelleib des Eies enthalten: die Eier mit reichlichem Nährmaterial im Zelleib wären die weiblichen, die mit

---

[1]) Nach O. Großer ist für die Geschlechtsbestimmung bei Mensch und Säugetier nicht die Überreife des in den weiblichen Geschlechtsorganen nicht lange lebensfähigen Eies nach dem Eiabgang, sondern die Überreife im Follikel, also vor der Ovulation, das Wesentliche. Ovulation und Implantation und die Funktion der Tuba beim Menschen. Prag. Archiv f. Gynäkol. 110. Bd., 1919, S. 297.

[2]) „Beeinflussung des Geschlechts bei der Zeugung", Jahrb. f. wissensch. u. prakt. Tierzucht. 11. Jahrg. Hannover 1917.

[3]) Gleichen Orts.

spärlichem Nährmaterial die männlichen. Durch Einführung des Lezithins, das nachweislich von den Eiröhrchen aufgenommen wird, mehre sich die Zahl der nahrungsreichen weiblichen Eier und damit die weibliche Nachkommenschaft Gegen den Versuch wird eingewendet, daß durch die Einspritzung des Lezithins die männlichen Keime in erhöhtem Maße zum Absterben gebracht würden.

Nun erübrigen noch die Beobachtungen und Versuche, welche die **Geschlechtsbestimmung noch nach der Befruchtung,** während der Entwicklung des Embryos, — die Möglichkeit **epigamer** Geschlechtsbestimmung, — zum Gegenstande haben:

Aus dem Pflanzenreiche wäre hier u. a. die Feststellung zu erwähnen, nach welcher der Maisbrandpilz (Ustilago Mayidis), wenn er die Fruchtblüten der Maiskolben befällt, auf diesen sonst rein weiblichen Blütenständen die Entwicklung männlicher Organe veranlaßt. Ein Fall, der natürlich auch als Verschiebung der Eingeschlechtlichkeit zur Zwitterigkeit aufgefaßt werden kann.

Aus dem Tierreiche betrifft der bekannteste als epigame Beeinflussung gedeutete Fall die Dreieckskrabbe (Inachus): nach Smith bildeten sich in den vom parasitierenden Wurzelkrebs (Sacculina, Abtg. I, I. Aufl., S. 64) zerstörten Hoden Eier neben Samenkanälchen und Samenfäden. Aber auch dieser Fall kann infolge der bei der Krabbe (Ishikawa) beobachteten verborgenen Zwitterigkeit anders gedeutet werden.

In den Froschversuchen R. Hertwigs bei niedriger Temperatur sich entwickelnde Kaulquappen (nicht schon die Eier!) behielten sehr lange den geschlechtlich unentschiedenen Charakter (Verlangsamung der Geschlechtsentwicklung) und entwickelten sich schließlich in auffallend großer Zahl zu Männchen.

Bei Mäusen hat Alexander die Geschlechtsbestimmung durch den elektrischen Strom zu beeinflussen versucht. Der Erhalt von lauter Männchen aus den unter dem Einfluß des negativen Poles stehenden Mausweibchen wird aber auf die geringere Widerstandsfähigkeit der weiblichen Keime gegenüber der Elektrizitätswirkung zurückgeführt.

Es bleibt noch der Versuch Kowalewskys, der bei Kaninchen durch Sauerstoffmangel (Ernährungseinflüsse? herabgesetzter Stoffwechsel, ungünstigerer Ernährungszustand?) das Geschlechtsverhältnis bis zum Ende der ersten Schwangerschaftshälfte zugunsten der Männchen (5—7 ♂ : 1 ♀) stark zu verschieben vermochte[1]).

Für den Menschen sind ja die Versuche Schenks, durch bestimmte Regelung der Diät der Frauen in den drei Monaten vor und zwei Monate nach der Empfängnis die Geburt von Knaben zu begünstigen, noch in aller Erinnerung. Von Interesse ist an der praktisch nicht bewährten Theorie Schenks, die heute nur mehr historisches Interesse besitzt, für uns lediglich, daß auch sie in Übereinstimmung mit den gesamten Versuchen an niedrigen Tieren der Ernährung eine mitbestimmende, wenn auch nicht allein ausschlaggebende Rolle bei der geschlechtlichen Differenzierung noch unentwickelter Keime zuteilt.

Fragen wir nun zum Schlusse nach den Zusammenhängen und nach einer Erklärung der hauptsächlichsten Tatsachen, wie sie sich aus den vorangeführten Versuchen ergeben, so müssen wir uns zunächst nochmals vergegenwärtigen, daß bei den einwandfreien Froschversuchen R. Hertwigs sich Männchen vorzugsweise aus den überreifen bzw. unreifen, also aus den unter den schlechtesten Entwicklungsbedingungen stehenden Eiern entwickelten, — Weibchen aber vorzugsweise vollreifen, also auf der Höhe ihrer Entwicklungsmöglichkeit befindlichen Eiern entstammten. Männchen entstanden somit aus Eiern, deren kennzeichnendes Merkmal die bedeutende Größe des Kerns (Keimbläschen) im Verhältnis zum Zelleib ist, Weibchen

---

[1]) Bezüglich der Einzelheiten vgl. Kowalewsky, „Wovon hängt die Entstehung der männlichen und weiblichen Nachkommenschaft ab?" Umschau XVI. 8. 1912. — P. Kammerer, „Bestimmung und Vererbung des Geschlechts". 87/88.

dagegen aus Eiern, an denen die starke Entwicklung des Zellleibes im Verhältnis zum Zellkern auffällt. Im männlich vorausbestimmten Ei sei somit, worauf P. Kammerer hinweist, das Verhältnis zwischen Kern und Zelleibmasse das gleiche wie bei den Urtierchen, wenn sie nach längerer Teilungsperiode in den „Depressionszustand“ (S. 144) verfallen, dem erst die Kopulation lebenskräftig gebliebener Individuen wieder ein Ende macht. Das Verhältnis zwischen der Kern- und Zelleibmasse, die „Kernplasmarelation“ (S. 59, Anm. 2) nach R. Hertwig, ist in den Zellen männlicher Tiere, am deutlichsten in den Samenfäden, zugunsten des Kerns, in den weiblichen Zellen, vor allem im Ei, zugunsten des Zellplasmas verschoben. Nach alledem liegt (R. Hertwig) die Vermutung nahe, daß die Geschlechtsbildung in irgendwelcher Weise auch von dem gegenseitigen Massenverhältnis zwischen Kern und Leib der Keimzelle mit bedingt sei: wenn bei der Befruchtung die „Kernplasmarelation“ zugunsten des Kerns ausschlage, so entstehe ein Männchen, wenn zugunsten des Zelleibs, ein Weibchen.

Fragen wir weiter nach den Außenbedingungen, die nach den vorliegenden Erfahrungen den Zelleib im Verhältnis zum Kern klein oder zu klein bzw. groß oder zu groß gestalten können, so ergeben sich für den ersteren Fall: schlechte Ernährung (Hunger) und, wenn unmittelbar wirkend, Kälte[1]; für den letzteren Fall: Wärme[1], gute Ernährung, Licht, Fehlen schädlicher Stoffe, also alle Einflüsse, welche den Stoffwechsel fördern. Die bessere Ernährung der Zellen wirkt also gewissermaßen bestimmend nach der weiblichen, die schlechtere nach der männlichen Seite.

Die kaum leugbar erscheinende Tatsache, daß innere und auch äußere Einflüsse u. U. bestimmend auf das Geschlecht zu wirken vermögen, wird im allgemeinen als nicht oder nur schwer vereinbar mit den Ergebnissen der Chromosomenlehre betrachtet. Wenn wir uns jedoch den Chromosomenbestand der Zahl, vor allem aber der Beschaffenheit (qualitativ-chemisch) nach nicht als etwas unbedingt Unveränderliches, — und dazu besteht ja, wie bei allen organischen Gebilden, zumal in der Zelle, keine Veranlassung, — sondern als eine besonderen Zwecken dienende spezifische Modifikation eines Teiles der Kernsubstanz denken, so erschiene ein Ausgleich zwischen den sich widersprechenden Forschungsergebnissen wohl auch hier naheliegend:

Im allgemeinen sind wohl die Chromosomenverhältnisse erblich so festgelegt, daß sie unter gewöhnlichen Umständen eine Veränderung nicht zu erleiden vermögen. Treten aber besondere Umstände auf, welche durch äußere Einflüsse, besonders auf dem Wege der Ernährung, die Qualität (Fermente) der geschlechtserregenden Chromosomen oder an Hand innerer Ursachen

[1]) Vgl. dazu: S. 59, Anm. 2 (Hartmann), S. 62, Anm. 3.

den Bestand an Chromosomen zu ändern in der Lage sind, dann ändern sich damit auch die Geschlechtsbestimmungsverhältnisse. Im besonderen eine Änderung im Chromosomenbestand, in der Menge des Chromatins, das von Boveri geradezu als bedingend für das Ausmaß der Ernährungstätigkeit (Assimilation) angesprochen wird, ist auch ohne weiteres als eine Änderung der geschlechtsbestimmenden Verhältnisse in der Keimzelle verständlich. Wir sehen ja in den früher (S. 145/146) mitgeteilten Beobachtungen und Versuchen immer das Mehr an Chromatin an die weiblichen Körper- und Keimzellen gebunden, die an Hand der hierdurch ermöglichten regeren Assimilation einen bedeutenderen Plasmaleib sich beschaffen, die „Kernplasmarelation" zugunsten des Zelleibes verschieben können, was eben die Zelle zur weiblichen stempelt. Die Veränderungen im Chromosomenbestand wären aber vor allem als durch Veränderungen in der Zahl im Verlaufe der Reifeteilungen verursacht zu denken.

Es muß **zukünftigen Forschungen** vorbehalten bleiben, in allen diesen Dingen über die mehr oder weniger begründete Hypothese hinausgehende bindende Aufklärungen zu bringen.

Als Gesamtergebnisse unserer Betrachtungen über die Geschlechtsbestimmmung haben wir festzustellen, daß nach vielfältigen Anzeichen auch äußere, unter Umständen durch den Menschen zu beherrschende Einflüsse zu bestehen scheinen, welche die erblich festgelegten Geschlechtsbestimmungsverhältnisse zu verändern imstande sind und deshalb auch eine willkürliche Geschlechtsbestimmung bei den höheren Tieren, theoretisch wenigstens, in den Bereich der Möglichkeit rücken: Zunächst durch Beeinflussung der Keimzellen vor und bis zur Befruchtung auf dem Wege des elterlichen Körpers; aber auch eine epigame, nach der Befruchtung einsetzende oder andauernde Beeinflussung der Geschlechtsbestimmung liegt, da ja die Faktoren des anderen Geschlechts allen Anzeichen nach vorhanden sind, nicht außer dem Bereiche der Möglichkeit, wenn auch bei der verhältnismäßig so baldigen eingehenden Differenzierung der primären Geschlechtscharaktere bei den Säugetierembryonen die Zeit der Beeinflußbarkeit (sensible Periode) hierfür wohl nur sehr kurz bemessen sein wird. Die Zellen der Körperorgane, welche die sekundären Geschlechtsmerkmale darstellen, behalten offenbar die doppelte Veranlagung bis in späte Zeit, was uns ja aus dem Auftreten gegengeschlechtlicher Merkmale nach der Kastration (vgl. Abschn. 6, 2. Kap., I. a., Abtg. IV) und in späterem Lebensalter beim Aufhören des Einflusses der Keimdrüsen (Eierstöcke, vgl. Abschn. 6, 2. Kap., I. a., Abtg. IV) bewiesen wird.

Wie weit wir freilich, — auch nach weiterer Klarlegung der für die willkürliche Geschlechtsbestimmung maßgebenden Verhältnisse durch die Wissenschaft, — in die Zusammenhänge der verwickelten Vorgänge des Säugetierorganismus an Hand unseres Erkenntnisvermögens und unserer Hilfsmittel so werden einzudringen vermögen,

daß es uns möglich wird, auf dem Wege der ja zweifellos an erster Stelle mit geschlechtsbestimmend wirkenden Ernährung die Keimzellen oder sogar den befruchteten Keim willkürlich zu beeinflussen, — darüber läßt sich heute schwer eine bindende Voraussage geben. Die Möglichkeit solcher Beeinflussung scheint zweifellos zu bestehen, und bei den sonstigen unaufhaltsamen Fortschritten der biologischen Wissenschaften erscheint es somit nicht ausgeschlossen, daß wir u. U. auch auf diesem Gebiete in der Erkenntnis weiterschreiten können bis zum praktischen Erfolg. Bei der Bedeutung, welche die Frage für die praktische Tierzucht, im besonderen auch für die Hochzuchten, besitzt, ist es jedenfalls wünschenswert, daß auch die Tierzuchtwissenschaft noch mehr als bisher auf dem Wege systematischer Versuche das Ihrige zur Lösung des Problemes beiträgt.

Literatur.

Bateson, Mendels Principles of Heredity. 2. Aufl. 1913.
Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin 1911.
Correns, C., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Berlin 1907.
Correns, C., und Goldschmidt, R., Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin 1914.
Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Berlin 1911.
Goldschmidt, R., Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. VII, 1.
Großer, O.: Ovulation und Implantation und die Funktion der Tuba beim Menschen. Prag. Archiv f. Gynäkol. 110. Bd. S. 297.
Haecker, V., Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig 1911.
Hertwig, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biolog. Zentralbl. 1912. XXXII, 1/3.
Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie. Jena 1912.
Kammerer, P., Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes bei Pflanze, Tier und Mensch. Leipzig 1913.
Kammerer, P., Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung. V. 1912.
Kronacher, C., Grundzüge der Züchtungsbiologie. Berlin 1912.
Minot, Ch. S., Moderne Probleme der Biologie. Jena 1913.
Plate, L., Vererbungslehre. Leipzig.
Richter, Dr.: Beeinflussung des Geschlechts bei der Zeugung. Jahrb. f. wissensch. und prakt. Tierzucht 1917. 11. Jahrg. S. 277.
Siegel, P. W.: Gewollte und ungewollte Schwankungen der weiblichen Fruchtbarkeit. — Bedeutung des Kohabitationstermines für die Häufigkeit der Knabengeburten, Berlin 1917.

5. Erscheinungen, die Ähnlichkeit mit typischen Vererbungsvorgängen zeigen.

Von den Erscheinungen, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit typischer Vererbung zeigen, interessieren den Tierzüchter die **Xenien**, welche in der Folge auch Veranlassung zur Besprechung der vielberufenen Frage der **„Telegonie"** im allgemeinen bieten.

Unter — den zunächst bei Pflanzen beobachteten, dann aber auch in bestimmten Fällen bei Tieren festgestellten — „Xenien" werden Abänderungen verstanden, welche die mütterlichen Organe oder Hüllen der Frucht auf Grund der Bastardierung nach „patrokliner" Richtung, d. h. nach Richtung väterlicher Eigenschaften, erfahren[1]):

[1]) Vgl. die Zusammenstellung in Kronacher, Züchtungsbiologie, S. 228-233.

W. v. Nathusius (1867) und Kutter (1877—1878) hatten schon berichtet, daß normalerweise weißschalige Eier legende Hennen (vermutlich Italiener) nach Befruchtung durch einen Conchinhahn gelbschalige Eier produzieren sollten.

1910 hat A. v. Tschermak erstmals mitgeteilt, daß durch systematische Bastardierung zwischen Kanarienweibchen und Männchen verwandter Wildvogelarten (Fringilliden: Hänfling, Girlitz, Zeisig, Stieglitz, Gimpel) Abänderungen in der Zeichnung der Eischale nach Seite väterlicher Eigenschaften veranlaßt werden könnten: an Stelle der normalen, unscharfen, hellbraunen Fleckung befruchteter Kanarieneier treten nämlich nach der obenerwähnten Bastardierung Eier mit bestimmten schwarzbraunen Abzeichen. Diese Punkte, Doppelpunkte, Punktreihen, Kurzstriche, Kommata, Geißeln oder Fäden ähneln nach A. v. Tschermak in hohem Maße der typischen Zeichnung der Reinzuchteier der betreffenden Wildvogelart, so daß daraufhin „für ein geübtes Auge geradezu die Bestimmung der an der Bastardierung beteiligten Vaterart möglich ist".

Nach P. Holdefleiß' Versuchen (1911) wurde die braune Reinzuchtfarbe der Plymouth-Rock-Eier durch erfolgte Bastardierung mit rebhuhnfarbigen Italiener-Hähnen (typisch weiße Eier) nach Seite der Aufhellung der Reinzuchtfarbe der Eier beeinflußt.

A. R. Walther (1914) kam bei seinen diesbezüglichen Versuchen mit verschiedenen Hühnerrassen im ganzen zu einem negativen Ergebnis.

Neuerliche Versuche von A. v. Tschermak (seit 1912) mit Italienern und Minorkas einerseits und Langshans, Plymouth-Rocks und Conchins andererseits haben wieder fast in allen Fällen eine **Verfärbung der Eier durch Bastardierung** nach Seite der Vaterrasse („Xeniodochie") ergeben. Eine Veränderung nach Richtung von Größe und Form des Eies vermochte v. Tschermak in Übereinstimmung mit den diesbezüglichen Versuchsbeobachtungen A. R. Walthers nicht zu erzielen.

Bei wiederholtem Wechsel von Reinzucht und Bastardierung wurde der verfärbende Einfluß letzterer immer schwächer.

Aus den Versuchen ergab sich auch, daß, wenigstens in bestimmten Fällen, durch die Bastardierung auch die Variabilität der Eifarbe in deutlichem Ausmaße erhöht wurde.

Letzterwähnte Tatsache der Erhöhung der Variabilität der Eifarbe leitete A. v. Tschermak zu dem Schlusse, daß durch die Imprägnation mit fremdrassigem Sperma die Pigmentsekretionsstätten in einen geänderten Reaktions- bzw. Tätigkeitszustand versetzt werden, der bald zu einer sogar verstärkten Ausprägung des Rassencharakters an Eipigmentierung, bald zu einer Minderung derselben in der Richtung der bastardierenden Vaterrasse führt. „Man könne geradezu von einer Gleichgewichtserschütterung sprechen." Die gesamten Beobachtungen führen zu dem Schlusse, daß die Veranlassung der Xenien nicht intraoval (im bastardierten Eidotter), sondern **extraoval** in einer korrespondierenden Umstimmung des mütterlichen Eischalenbildungsapparates durch irgendwelche Bestandteile des fremdartigen Samens zu suchen ist.

Dieser Schluß wird im besonderen erhärtet durch die Feststellung einer **Nachdauer der durch die Bastardierung erfolgten Verfärbung:** In bestimmten Fällen ließ sich nämlich eine gewisse Nachdauer der durch die Bastardierung bewirkten Veränderung der Schalenfarbe während der nachfolgenden Reinzucht erkennen, sog. Eischalen-„Telegonie"[1]) oder, wie man besser sagen müßte, Eischalen-Pseudotelegonie, weil ja bei „echter" Telegonie die nach der Vaterseite korrespondierenden Abänderungen oogene (d. h. vom Ei aus gebildete) Teile bzw. den Embryo selbst betreffen müßten.

Auf welche Beeinflussungen des weiblichen Genitalapparates durch rassefremdes (nach A. v. Tschermaks Beobachtungen unter Umständen sogar körperfremdes) Sperma diese Nachwirkung zurückzuführen ist, Ort, Art und Vermittelungsstoffe dieser Einflußnahme, sind bis heute nicht bekannt.

Beim Vogel ist jedoch, wie A. v. Tschermak betont, „auch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß das Ovarium das Pigment bzw. eine Vorstufe des Pigmentes für die Eischale liefert und wenigstens irgendwie an der Pigmentbildung mitwirkt (Wickmann 1893) Ob dabei ein direktes Eindringen von Spermatiden in mütterliches Gewebe, im besonderen in die Schleimhaut des Eileiters, beim Vogel speziell in das Ovarialgewebe oder in die Kalkdrüse des sog. Uterus, in Betracht kommt, muß dahingestellt bleiben.

„Eine solche Immigration oder Infektion der Mucosa-(Schleimhaut-)Drüsengänge, der Mucosa-Zellen und des submukösen Bindegewebes ist bekanntlich von

---

[1]) Telegonie = Fernerzeugung.

Kohlbrugge (1912) sowohl für das Haushuhn als auch für Maus und Kaninchen angegeben, von anderer Seite jedoch bestritten worden. Sicher ist mit der Möglichkeit eines Eindringens des fremdrassigen und fremdartigen Spermaeiweißes in gelöster Form, und zwar mit einem Eindringen in die Uteruswand, speziell in die Elemente der Kalkdrüse, aber auch in das Ovarialgewebe, weiterhin in die Blutbahn zu rechnen. So konnten Waldstein und Eckler (1913) das Auftreten spezifischer Abwehrfermente im Sinne von Abderhalden gegen rasse- oder artgleiches, nur individual- oder körperfremdes Spermaeiweiß im Blute weiblicher Tiere nachweisen, welche vorher belegt worden waren. Die Vorstellung, daß gewisse Stoffe des Spermas eine intoxikative Umstimmung an den die Eischalenpigmentierung besorgenden Anteilen des weiblichen Genitalapparates bewirken, kann sich also bereits auf eine Anzahl von Beobachtungen stützen, welche von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus unternommen wurden. Über den Träger der sozusagen „toxischen“ Stoffe sowie über deren Natur dürften Versuche Aufklärung bringen, in denen Xenienwirkung angestrebt werden soll durch Einbringung von Spermatiden gleicher Art neben fremdartigem bzw. fremdrassigem Sperma, dessen Spermatiden entfernt oder, sei es mechanisch, sei es aktinisch, durch ultraviolette oder durch Radiumbestrahlungen zerstört worden sind (von mir bereits 1912 geplant), oder neben Stoffen, die man aus dem fremdartigen bzw. fremdrassigen Sperma isoliert hat.

Gewiß wird diese Vorstellung sowie die damit eröffnete weitere Perspektive, daß die Resorption gewisser Spermabestandteile, speziell bei Rassen- oder Artverschiedenheit, aber vielleicht auch bei Rassen- oder Artgleichheit, also bloßer sexualer Typenverschiedenheit, eine Intoxikation des weiblichen Organismus und eine spezifische, ja korrespondierende Beeinflussung gewisser Funktionen desselben hervorzurufen vermag, manchem etwas zu kompliziert und zu kühn erscheinen. Doch führen die mitgeteilten Beobachtungen über die Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über die Nachdauer dieser Verfärbung ungezwungen zu jener Annahme, die sich bereits als Arbeitshypothese bewährt hat. Weitere Beobachtungen werden über deren Zuverlässigkeit zu entscheiden haben.“

Damit gelangen wir zur Behandlung der sog. **„Infektions“-** oder **„Imprägnations“-Theorie** überhaupt: der Frage, ob die besonders erstmalige Paarung eines weiblichen Tieres mit einem bestimmten männlichen Tiere, vor allem anderer Rasse, auch auf die Beschaffenheit der aus späterer Paarung mit einem anderen Vatertiere (gleicher Rasse) hervorgegangenen Nachkommenschaft Einfluß auszuüben vermag.

Wir finden diese Anschauung im besonderen bei Hundezüchtern verbreitet. die vielfach glauben, daß eine erstmals von einem andersrassigen Rüden gedeckte, reinrassige Hündin in der Folge für die Reinzucht verdorben sei, da das Muttertier gewissermaßen von dem andersrassigen Vatertiere „imprägniert“ wäre.

Wir wollen hier mit Rücksicht auf den in dem Buche verfügbaren Raum und dessen Einsparung für dringlichere Fragen nicht auf alle die bekannten Beispiele — angefangen von Lord Mortons Stute vielberufenen Quaggabastardnachkommen bis zu der die Hypospadie ihres ersten Mannes auf die Kinder ihres zweiten Mannes vererbenden Frau [1]) — eingehen, die als Belege für das Vorkommen solcher „Telegonie“ im Laufe der Zeiten zusammengetragen worden sind. Die meisten derselben lassen sich zwanglos unter Annahme anderer Lösungen verstehen. Einige wenige allerdings bleiben, wenn man eine Nachwirkung früherer Befruchtung ausschließen und nicht teilweise ganz ungewöhnliche und wenig wahrscheinliche Zufälle annehmen will, bis jetzt unverständlich.

Den einzigen dem Verfasser persönlich bekannt gewordenen **Fall solcher Art,** der sich in einer bayerischen Schweinezucht ereignete, wollen wir hier in der Darstellung, wie sie der hochschätzbare Züchter in einem Aufklärung heischenden Briefe seinerzeit selbst gab, folgen lassen:

> „Mein Vater in M. züchtet seit 35 Jahren **Yorkshire-Schweine,** und ist nie ein Tropfen fremden Blutes (also von einer anderen Rasse) in die Zucht gekommen. Nun wollte mein Vater Versuche mit Kreuzung mit meinen schwarzen **Cornwall-Schweinen** machen. Er sandte zwei Sauen nach meinem sechs Stunden entfernten Gute B., und wurden diese Sauen hier vom Cornwall-Eber belegt und dann zurückgeschickt. Sie warfen dann auch sehr schöne, meist bunte, im ganzen aber bedeutend mehr schwarze als weiße Ferkeln.
>
> Kurz nachdem die Ferkeln hier abgesetzt waren, wurden die Sauen in **M.**

---

[1]) Vgl. Kronacher, Züchtungsbiologie, S. 230/231, und die dort angegebene Literatur. Hypospadie = fehlerhafte Öffnung der Harnröhre.

wieder belegt von einem vollständig reinrassigen Yorkshire-Eber. Daß ein schwarzer oder bunter Eber belegt hätte, ist vollständig ausgeschlossen, da solche weit und breit überhaupt nicht vorhanden sind. Der weiße Eber war so reinrassig, wie seit 35 Jahren die ganze Zucht, und sind auch nie sonst bunte Ferkeln geboren, und auch der Eber lieferte weder vorher noch nachher bunte Ferkeln. Jetzt aber brachten die zwei Sauen auffallenderweise einige schwarzweiße, auch zwei gelbliche, und die anderen weiße Ferkeln. Das ist eine sehr auffallende, aber unumstößliche Tatsache."

Wenn man hier nicht den doch etwas reichlich weit hergeholten Zufall annehmen will, daß sich bei der zweiten Paarung der Yorkshire-Sauen in den beiden „reinrassigen" Tieren von irgendeiner sehr weit zurückliegenden Einkreuzung her vorhandene verschiedene, für die Erzeugung von schwarzem und gelbem Pigment erforderliche, lange getrennte Erbeinheiten getroffen haben, so bleibt, — falls man auch eine Nachwirkung der ersten Befruchtung ausschließt, — zunächst keine Erklärung für diesen Fall.

Wie weit nun tatsächlich eine echte, oogene Teile des Embryos betreffende Nachwirkung einer vorhergegangenen Begattung und Befruchtung vorkommt, ist heute eine offene, zu allermeist sicher glatt verneinend beantwortete Frage.

Versuche mit Vögeln, Zebra, Esel und Pferd sind ergebnislos verlaufen, ebenso wie die Beobachtungen beim Menschen (an Negerinnen, die ihre ersten Kinder von einem weißen Manne geboren hatten) gegen das Vorkommen der Telegonie sprechen.

Man hat die Möglichkeit ihres Vorkommens auf die allerverschiedenste Weise zu erklären versucht:

Das verschiedentlich erörterte Eindringen von Samenfäden in unreife, vom Follikel umschlossene Eier ist wohl schon aus histologischen Gründen, ob der erforderlichen Durchbrechung der Rindenschicht des Eierstockes und (wenn auch das Eindringen durch eine bei der Eiablösung entstandene Wunde erfolgt) zum mindesten der Keimplatte sehr wenig wahrscheinlich.

Auch die Möglichkeit, daß das Keimplasma bei der Auflösung der Samenfäden nicht zugrunde geht, sondern selbständige Teilchen desselben auf der Eierstocksoberfläche liegen bleiben und dann nach Reifung der Eier und Sprung des Follikels durch die Poren ins (befruchtete) Ei gelangen, um dort in der Folge die Entwicklung im Sinne der durch sie vertretenen Anlagen zu beeinflussen, hat sehr geringe Wahrscheinlichkeit für sich.

Einigermaßen erörterbar erscheint bloß die, wie schon erwähnt (S. 174), bis zu gewissem Grade ja durch Beobachtungen gestützte Annahme, daß der mütterliche Organismus gewissermaßen eine Schwängerung mit den Stoffen der aufgelösten Samenfäden bzw. von diesen abgesonderten Sekreten oder auch von Stoffen aus der fötalen Placenta erfahre, die dann in der Folge auf dem Wege des Blut- und Säftekreislaufes ihren Einfluß auf die Anlagen in den Keimzellen des Eierstockes durch eine Umstimmung gewisser Charaktere nach Seite der Eigenschaftung des früheren Vatertieres geltend machten.

Wir wären damit wieder bei der schon wiederholt (S. 75/76) berührten Frage der Möglichkeit einer Beeinflussung der mütterlichen Keimzellen auf dem Wege des Säftekreislaufes im Körper angelangt und müssen auf das in dieser Richtung schon früher Gesagte verweisen.

Im allgemeinen erscheint eine solche Beeinflussung der Anlagen in den mütterlichen Keimzellen durch irgendwelche aus früherer Begattung oder Schwangerschaft im Körper kreisende Stoffe, zumal nach Seite formlicher Eigenschaftsanlagen, sehr wenig wahrscheinlich. Wie weit etwa gerade bei Farbcharakteren hier besondere Verhältnisse vorliegen, ist zurzeit nicht zu entscheiden. Die außerordentlich feinen und komplizierten Reaktionen, wie sie nach den Untersuchungen Abderhaldens und seiner Schule der Körper auf art-, rasse- und körperfremdes Eiweiß bietet, lassen aber doch eine solche Möglichkeit,

erstlich soweit es sich um von den allgemeinen Stoffwechselverhältnissen mitabhängige Charaktere handelt, durchaus nicht ohne weiteres von der Hand weisen.

Bis die möglichen Wege solcher Beeinflussung klargelegt sind, wird man dem Vorkommen der „Telegonie" aber auch für solche besondere Fälle mit Recht nach wie vor sehr stark skeptisch gegenüberstehen dürfen.

6. Die moderne Vererbungslehre, im besonderen die Mendellehre, und ihre Bedeutung für die Tierzucht.

Die Vererbungsforschung der letzten Jahrzehnte, im besonderen die experimentelle Vererbungslehre, hat sich als sehr fruchtbar erwiesen und uns weitgehende und grundlegende Erkenntnisse vermittelt. Von einer vollkommenen Klärung der zahlreichen einschlägigen Fragen kann freilich bis heute keine Rede sein, und wir werden zweifellos auch von den Ergebnissen der modernen Forschung vieles wieder umwerten, ja aufgeben müssen, sobald es uns einmal gelungen ist, noch tiefer in die geheimnisvollen Naturvorgänge einzudringen, die wir unter der schlichten Bezeichnung „Vererbung" (S. 40 ff.) zusammenzufassen gewöhnt sind.

Immerhin liegen auch derzeit schon Erkenntnisse vor, die für die Beurteilung der Vorgänge und für die grundsätzlichen Verfahren in der Tierzüchtung theoretisch und praktisch von ausschlaggebender Bedeutung sind. Inwieweit das zutrifft, wollen wir im folgenden einer kurzen zusammenfassenden Betrachtung unterstellen:

Vor allem müssen wir, falls wir nicht uferlosen, durch einwandfreie Beobachtungen in keiner Weise gestützten Spekulationen folgen wollen, nach dem derzeitigen Stande der Forschung scharf zwischen erblichen, in der Unterschiedlichkeit der keimplasmatischen (idioplasmatischen, S. 52) Anlagen begründeten, und nichterblichen, nur durch die Einwirkung der umgebenden Verhältnisse bedingten Verschiedenheiten in der Gestaltung der Einzelmerkmale, also zwischen erblichen und nichterblichen Eigenschaften, scheiden.

Abänderungen erblicher Eigenschaften können nach der heute meist begründeten Vorstellung erfolgen: entweder durch eine Veränderung der bedingenden Erbgrundlagen nach Menge und Art derselben an Hand unbekannter innerer oder (unmittelbar bzw. mittelbar) auch auf die Keimzellen wirkender äußerer Ursachen (Mutation) — oder auf Grund einer Neukombination der für die fraglichen Eigenschaften bedingenden Anlagen bei Gelegenheit der Paarung genotypisch nicht identischer (S. 34) Individuen („Amphimutation").

Für eine mittelbare Beeinflussung der Keimzellen vom „Soma" (Körper) aus nach Richtung der an irgendwelchen Körperteilen allein durch äußere Einflüsse hervorgerufenen Abänderungen, für eine sog. „Vererbung erworbener Eigenschaften" im wahren und eigentlichen Sinne des Wortes (S. 74), besitzen wir bis heute

keinen einzigen einwandfreien Beleg und müssen sie deshalb auch an Hand der gegebenen Erwägungen verneinen.

Die Mendellehre hat uns im besonderen die hochbedeutsame Erkenntnis der unbedingten Selbständigkeit der Merkmale[1]) bzw. Merkmalsanlagen bei der Vererbung und der Möglichkeit der Vorhersage der zahlengemäßen Kombinationen bei Bekanntsein der genotypischen Grundlagen für die jeweils fraglichen Eigenschaften gebracht. Die in Verfolg dieser Lehre gemachten Untersuchungen und Versuche haben es außer Zweifel gestellt, daß die spaltende, die alternative Vererbung die herrschende in der Natur bildet[2]), die gerade in der Tierzucht bisher zumeist als selbstverständlich angenommene, konstant intermediäre Vererbung dagegen, wenn sie überhaupt vorkommt[3]), jedenfalls auf besondere, in ihren Ursachen bis heute nicht einwandfrei erkannte Ausnahmefälle beschränkt bleibt.

Das alles bedeutet für die Tierzucht aber vielfach einen Zwang zur Wandelung der bisherigen grundlegenden Anschauungen und Vorstellungen.

Wohl werden wir gerade bezüglich der Mendellehre noch zweifellos zahlreiche Modifikationen ihrer Erklärungsformen für die Ergebnisse des wissenschaftlichen Versuches zu erwarten haben. Das gilt sicher mit an erster Stelle hinsichtlich der besonderen Einzelheiten der Faktorenlehre, die man mit ihren zahlreichen, dem Ganzen nicht gerade immer förderlichen Hilfshypothesen in ihrer jetzigen Gestaltung wohl lediglich als eine vorläufig gewählte Ausdrucksform der bis jetzt aus der Gesamtheit der einschlägigen Versuche und Beobachtungen gewonnenen Erfahrungen betrachten darf. Es bleiben aber immerhin genug der grundlegenden Erkenntnisse dieser Lehre, um sie im allgemeinen kurz auf ihre Bedeutung für die leitenden Vorstellungen und die praktischen Maßnahmen in der Tierzucht zu betrachten. Im besonderen wird das noch häufig an geeigneter Stelle, zumal des 6. (I)[4]), speziellen Züchtungsfragen gewidmeten Abschnittes, zu geschehen haben.

Eine Zeitlang glaubte man ja einerseits in den Kreisen der Tierzüchter überwiegend, an den Ergebnissen und Erkenntnissen der Mendelforschung wie überhaupt der neuzeitlichen biologischen Forschung achtlos vorübergehen zu dürfen, während man andererseits wieder von vereinzelten, mit den Verhältnissen, Forderungen und Möglichkeiten der praktischen Tierzucht nicht hinreichend vertrauten Seiten die derzeitigen Forschungsergebnisse des Mendelismus in ihrer unmittelbaren Verwendbarkeit für die Haustierzüchtung vorläufig weit überschätzte und damit erst recht eine Gegnerschaft gegen die

[1]) Vereinzelt wohl auch Anlagenkomplexe. D. V.

[2]) Inwieweit vom alternativen Modus abweichende, auf besonderen Ursachen wie besonderem Verhalten der Chromosomen, weitgehenden festen Faktorenkoppelungen u. dgl. begründete Ausnahmen bestehen, ist heute noch eine offene Frage (s. S. 122).

[3]) Und ihr scheinbares Auftreten nicht durch bestimmte Kombinationen gleichsinnig wirkender Faktoren (Polymerie, S. 120, S. 131) an sich befriedigend zu erklären ist.

[4]) Abtlg. IV, I.

Umwertung dieser Lehre für die Tierzüchtung schuf. Die Objektivität der goldenen Mitte, die vorurteilsfrei jeder solchen, wenigstens allgemeinen Umwertung wohlbegründeter neuer wissenschaftlicher Erkenntnisse in der Praxis die Hand bietet, ohne deshalb hieran gleich übertriebene Hoffnungen zu knüpfen und die auf empirischem Wege erarbeiteten und bisher bewährten Verfahren ohne einen im einzelnen als vollgültig erkannten Ersatz dann ohne weiteres über Bord zu werfen, vermag hier allein den richtigen Weg finden zu lassen.

Der Wert der Johannsenschen Genotypuslehre[1]) und der Mendellehre für die Tierzüchtung besteht bisher in der Hauptsache und vor allem in einer **Klärung** der für die praktische Züchtung grundlegenden Begriffe bzw. einer unzweideutigen, befriedigenden Erklärung der verschiedensten züchterischen Erscheinungen erstlich nach Richtung der Vererbung:

So sind es vor allem die vielumstrittenen Begriffe der Reinzucht und Kreuzung, der Konstanz und Inkonstanz, der Individualpotenz, der Korrelation. des Atavismus und der Sprungvariation, die durch die Genotypuslehre und vor allem die Mendelforschung und ihre Faktorenlehre zu klarer Fassung gelangt sind[2]):

Die Begriffe der **Reinzucht,** der **Konstanz** und **Inkonstanz** zunächst in dem Sinne, als sie nach den Erfahrungen der neuzeitlichen Vererbungsforschung bei den Fremdbefruchtern im allgemeinen jeweils nur auf eine bestimmte Eigenschaft, auf ein Merkmal bezogen werden dürfen, da ja die Erbanlagen für die einzelnen Eigenschaften durchaus unabhängig voneinander vererbt werden. Eine Rasse kann in bestimmten Eigenschaften „rein“ (homozygot) veranlagt sein, in anderen dagegen „unrein“ (heterozygot); in der einen wird sie deshalb „konstant“ (gleichmäßig), in den anderen aber zufolge der auftretenden Spaltungen „inkonstant“ (ungleichmäßig) züchten. Wir werden deshalb von einer Rasse bzw. deren Individuen nur dann im Ganzen als „konstant“ sprechen dürfen, wenn sie in allen wichtigsten Eigenschaften nachweislich „rein“ veranlagt ist. Da die dominant heterozygoten Individuen äußerlich den dominant homozygoten („reinen“) gleichen, so wird nur eine tunlich große Anzahl von Nachkommen der einzelnen Rasseindividuen aus verschiedener Anpaarung Aufklärung über ihre Veranlagung bezüglich der einzelnen Merkmale zu bringen vermögen. Die „Inkonstanz“ mancher Merkmale, die Unmöglichkeit, diesbezüglich „reine“ Rassen zu züchten, erklärt sich daraus, daß diese Eigenschaften nur bei den heterozygot veranlagten Individuen vorkommen[3]); die blauen Andalusierhühner bilden eines der meistgenannten und für den Tierzüchter augenfälligsten hier einschlägigen Beispiele. Die Mendelforschung belehrt uns auch darüber, daß wir aus einer aus mehreren erblichen Ursprungstypen (mehreren „Geno-

---

[1]) S. 65, S. 78, S. 97.

[2]) Vgl. hierzu und zu dem Folgenden u. a. auch Kronacher, Züchtungsbiologie. S. 274/293.

[3]) Die „Intermediären“ des sog. Zeatyps (vgl. S. 99).

typen") zusammengesetzten und inkonstanten Rasse nur dann eine „Reinzucht" zu gewinnen vermögen, wenn es uns gelingt, den gewünschten Typ bzw. die hierzu nötigen Anlagen und Anlagenkombinationen rein (homozygot) zu isolieren. Hierzu müssen aber, wie schon oben angedeutet wurde, durch Einzelprüfung der Individuen die den Homozygoten äußerlich gleichen (dominanten) Heterozygoten ausgemerzt werden, da außerdem bei zufälliger Paarung von Heterozygoten eben wieder zu 25 % die rezessive Form erscheint. Dabei ist natürlich die „Reinheit" einer Rasse und damit die Vererbungssicherheit ihrer Individuen bezüglich bestimmter Merkmale keineswegs von der Anzahl der Generationen abhängig, durch die sie mit dem fraglichen Merkmal gezüchtet wurde. Von dem Zeitpunkte ab, in dem die gepaarten Individuen homozygot in den fraglichen Merkmalen waren, werden es auch die Nachkommen sein; außerdem werden eben immer wieder, ganz gleichgültig wie oft die gewünschten Eigenschaften schon bei den Vorfahren vorhanden waren, Heterozygoten entstehen, die zusammengepaart rezessive Individuen entstehen lassen.

Die Mendellehre, im besonderen die Erkenntnis von der Selbständigkeit der Merkmalsanlagen im Erbgange, hat uns auch Klarheit darüber gebracht, inwieweit das Verfahren, durch die Anpaarung einer Landrasse (0) mit Vollblut (1) und dauernde, immer neue Anpaarung der Nachkommen mit Vollblut bald der Eigenschaftung des Vollblutes immer ähnlichere und schließlich reinrassige Tiere zu erzielen, das sog. Veredelungsverfahren, aussichtsreich ist und auf richtigen Voraussetzungen beruht. Man hat für solches Verfahren die bekannte, schon erwähnte (S. 134) „Veredelungsformel" $\frac{1+0}{2}=\frac{1}{2}$ [1]), $\frac{\frac{1}{2}+1}{2}=\frac{3}{4}$, $\frac{\frac{3}{4}+1}{2}=\frac{7}{8}$, $\frac{\frac{7}{8}+1}{2}=\frac{15}{16}$ usw. geprägt; hiernach wären $\frac{7}{8}$- und $\frac{15}{16}$ Blut schon annähernd = 1, d. h. dem Vollblut ähnlich. Nehmen wir mit L. Plate[2]) das Vollblut mit DD (dominant), die Landrasse mit RR (rezessiv) an, so ergeben sich, falls zwei Junge geworfen werden:

$$\frac{1}{2}\text{ Blut: } \underbrace{DD \times RR}$$
$$2\ \underbrace{DR \times DD}$$
$$\frac{3}{4}\text{ Blut: } \underbrace{(2\ DD + 2\ DR) \times DD}$$
$$\frac{7}{8}\text{ Blut: } \underbrace{(4\ DD + 2\ DD + 2\ DR) \times DD}$$
$$\frac{15}{16}\text{ Blut: } 8\ DD + 4\ DD + 2\ DD + 2\ RR.$$

Wir sehen hiernach allerdings den Anteil der DD (Vollblut ähnliche Individuen) immer zahlreicher werden, den der DR (Landrasse ähnlichen) immer mehr abnehmen. Nun werden aber mindestens nicht alle Eigenschaften des Vollblutes dominant, nicht alle der Landrasse rezessiv sein, somit werden auch die im $\frac{3}{4}$ „Blut" auftretenden DD durchaus nicht in allen Merkmalen den Vollblütern gleichen, sondern

[1]) Man nimmt dabei an, daß das „Halbblut" einen intermediären Charakter besitzt, was aber natürlich durchaus nicht für alle Eigenschaften, sondern nur für die nach dem sog. „Zeatyp" (S. 99) vererbenden zutrifft.

[2]) Vgl. Vererbungslehre S. 486/487.

auch verschiedentlich die dominanten Eigenschaften der Landrasse zeigen. Es wird also, um eine „Veredelung“ zu erzielen, durchaus nicht genügen, einfach mit den vorhandenen Tieren nach der „Veredelungsformel“ weiterzuarbeiten, sondern der Züchter muß immer diejenigen Kreuzungtiere wieder zur Anpaarung mit dem Vollblut aussuchen, die möglichst alle Merkmale des Vollblutes besitzen. Es kann somit nicht, wie nach der „Veredelungsformel“ zu vermuten wäre, förmlich automatisch, durch immer weitere Anpaarung der Kreuzungstiere mit Vollblut, sondern nur durch gleichzeitige Zuchtwahl der Endzweck der Züchtung, immer mehr Tiere mit der vollständigen, dem Vollblute eigenen Eigenschaftskombination zu erhalten, erreicht werden [1]).

Auch für die Erscheinung der sog. **„Individualpotenz“**, worunter man eine anscheinend vereinzelten Tieren über das gewöhnliche Maß hinaus zukommende Vererbungskraft verstand, besitzen wir heute eine durchaus zwanglose Erklärung: es handelt sich hier offenbar um Individuen, welche bezüglich einer oder mehrerer, vom Züchter besonders geschätzter dominanter, unter Umständen auch geschlechtsabhängiger Eigenschaften [2]) homozygot veranlagt sind, woraus ohne weiteres ihr auffallendes Vererbungsvermögen für diese Eigenschaften verständlich wird. Durch entsprechende Verwendung und Zuchtwahl unter den Nachkommen solcher Tiere vermag dann der Besitz bestimmter Eigenschaften (auf Grund Erzüchtung weiterer diesbezüglich homozygoter Individuen) so gefestigt zu werden, daß sie typisch für einen Stamm (eine „Blutlinie“, vgl. Abschn. 6 I, Abtg. IV), für eine Zucht werden. Die homozygoten Ausgangsindividuen werden die Begründer ganzer Linien und Zuchten. Die Beibehaltung einer eigenen Bezeichnung („Individualpotenz“), welche die Vorstellung eines den Rahmen der gewöhnlichen Vererbungserscheinungen überschreitenden Vorganges wecken muß, für die normale Vererbung dominant-homozygot veranlagter Individuen erscheint durchaus entbehrlich.

In gleicher Weise wurden Wesen und Erscheinungen der **Korrelation,** die Erscheinung der gegenseitigen Abhängigkeit verschiedener Merkmale in ihrem Auftreten und ihren Abänderungen, durch die Mendelforschung in ein neues Licht gerückt: die Erscheinungen der „Korrelation“ können veranlaßt sein durch das Vorhandensein sog. „pleiotroper“ (S. 119) Faktoren, d. h. von Faktoren, die gleichzeitig die Auslösung mehrerer Merkmale bedingen, die dann natürlich immer zusammen auftreten, soweit nicht etwa die Ausbildung des einen oder anderen von besonderen körperlichen Verhältnissen oder von der gleichzeitigen Anwesenheit noch weiterer Faktoren abhängt. Bestimmte Eigenschaften können aber auch „korrelativ“ verbunden erscheinen auf Grund scheinbarer [3]) oder tatsächlicher gegenseitiger Abstoßung oder Verkoppelung bestimmter Erbeinheiten. Daß gewisse „Korrelationen“ dieser Art aber auch „gebrochen“ werden können, haben wir bei

[1]) Über die Aussichten bei der Auswahl solcher Kombinationen Weiteres an anderer Stelle.

[2]) Wie u. U. Übertragung hoher Milchergiebigkeit durch Bullen, hoher Eierlegetätigkeit durch Hähne!

[3]) Vervielfältigung bestimmter Keimzellensorten, vgl. S. 122.

Gelegenheit der Besprechung der Geschlechtsvererbung (S. (151/154) bereits erfahren. Die „Korrelation" ist hiernach ein in der Auflösung befindlicher Begriff.

Daß ein Vorkommen gerade der in dem Vorhandensein und dem Verhalten bestimmter Erbeinheiten begründeten („idioplasmatischen")[1]) Korrelationen von ganz einschneidender Bedeutung in der Tierzucht sein muß, braucht wohl nicht besonders betont zu werden; sei es, daß es sich um das gleichzeitige Vorkommen zweier oder mehr für die Nutzung der Tiere ausschlaggebender Eigenschaften handelt, oder daß aus dem Vorhandensein eines bestimmten, wenn auch an sich indifferenten Merkmales auf die gleichzeitige Anwesenheit einer anderen für den allgemeinen oder besonderen Nutzwert der Individuen wichtigen Eigenschaft geschlossen werden kann. Derartige gedachte und tatsächlich bestehende Zusammenhänge haben wir ja bis heute schon empirisch auszunützen versucht, wie die Geschichte der „Milchzeichen" und der Milchviehzucht lehrt; ob gerade in diesem und ähnlichen Fällen mit Recht, steht auf einem anderen Blatte und wird uns später (Abschn. 6 I, Abtg. IV) teilweise noch beschäftigen. Bewußt nutzbar werden wir uns die allgemeine Erkenntnis der Ursachen der „Korrelation" für die praktische Tierzucht erst d a n n zu machen vermögen, wenn gerade die wichtigsten Nutzungseigenschaften unserer einzelnen Haustiergattungen und -rassen mehr wie heute auf Art und Verhalten der ihnen zugrunde liegenden Erbanlagen untersucht und geklärt sind.

Schließlich bietet uns die Faktorenlehre noch eine befriedigende Erklärung für die Erscheinungen, die zwei weiteren tierzüchterischen Begriffen zugrunde liegen, für die Erscheinungen des „Atavismus" und der „S p r u n g v a r i a t i o n e n" oder der neu aufgetretenen erblichen Merkmale (Mutationen) kurz gesagt, da ja auch kleine erbliche Unterschiede immer diskontinuierlich sind, immer einen, wenn auch kleinen „Sprung" bedeuten: Dieses **Neuauftreten erblicher Eigenschaften** ist erklärt entweder durch eine V e r ä n d e r u n g der Erbeinheiten in einem genotypischen Bestande[2]) nach Beschaffenheit bzw. Zahl (Verlust, Neubildung) oder durch T r e n n u n g (Spaltung) bisher vereinigter bzw. V e r e i n i g u n g, „Neukombination", bisher getrennter Eigenschaft bedingender Erbeinheiten bei der Paarung genotypisch nicht identischer (S. 34) Bestände, bei der „Kreuzung"[3]).

Stellt die durch Spaltung bzw. Neukombination zustande gekommene „Neubildung" nach irgendwelcher Richtung einen „R ü c k s c h l a g", d. h. das Wiedererscheinen von Merkmalen einer Stammform dar, so hat man sich gewöhnt von **„Atavismus"** zu sprechen.

Endlich werden uns die günstigen Wirkungen der **Inzucht**, die leichtere Erzielung durchschlagend vererbender Individuen auf dem Wege der Inzucht und Inzestzucht, wohl verständlich an Hand der

[1]) Im Vergleich zu den „physiologischen" oder funktionellen Korrelationen: bedingt durch die gegenseitige Beeinflussung der Organe des Körpers, — „die stets wirkenden physiologischen Verkettungen in jedem gegebenen Organismus" (J o h a n n s e n).

[2]) „Idiomutation", S. 33, Anm. 1; S. 66.

[3]) „Amphimutation", S. 34, Anm. 4.

Erwägung, daß durch wiederholte Zuchtverwendung verwandter Tiere, durch Anpaarung von Geschwistern, Kindern, Eltern und Großeltern und anschließend mehr oder minder enge Inzucht, am leichtesten bezüglich einer oder mehrerer Eigenschaften homozygote und deshalb „treu“vererbende Individuen zustande kommen können. Auch die Aussichten für eine Kombination zweier oder mehr getrennter (besonders gleich gerichteter) Erbeinheiten, die etwa für die Ausbildung oder die besonders charakteristische Gestaltung bestimmter Merkmale notwendig sind, erhöhen sich natürlich bei dieser Art der Züchtung. Auch auf diese Dinge werden wir noch in dem Abschnitt über Züchtung (6, I, Abtg. IV) des näheren eingehen.

Zwei Gesichtspunkte verdienen unter den Ergebnissen der neuzeitlichen Vererbungsforschung und erstlich der Mendelforschung ganz besondere Beachtung, weil sie von weittragender, praktischer Bedeutung für die Tierzucht sind:

Die Feststellung **der Bedeutung des Einzelindividuums** bzw. der Art und Kombination der in seinen Keimzellen vorhandenen Erbeinheiten für den Fortschritt in der Züchtung, für die Gestaltung und Konsolidierung[1]) der Zuchten: ein schneller Erfolg in der Züchtung nach Richtung des Erhaltes in bestimmten Eigenschaften rein züchtender Individuen an Hand der Zuchtwahl wird uns im besonderen bei Kreuzungen nur dann möglich sein, wenn wir nicht mit der Masse der uns nach äußeren Merkmalen im allgemeinen geeignet erscheinenden Tiere weiterzüchten, sondern die Erblichkeitsverhältnisse der einzelnen Individuen prüfen und verfolgen und darnach ihren Wert für die Erreichung eines bestimmten Zuchtzieles bemessen und die Paarung einrichten. Wie weit uns allerdings für ein solches Verfahren im Einzelfalle heute jeweils bereits die Grundlagen gegeben sind, steht auf einem anderen Blatte.

Einmal sind wir ja über die Art und das Verhalten im Erbgange besonders der den bedeutsamen Wirtschaftseigenschaften zugrunde liegenden Erbanlagen bei unseren wichtigsten Haustieren noch so gut wie gar nicht unterrichtet. Dann aber wird die auf Feststellung der Eigenschaftung seiner Nachkommen aufgebaute Erkennung der Veranlagung eines Individuums gerade hinsichtlich der wirtschaftlich so wichtigen quantitativen[2]) Eigenschaften, außer durch die bei den Fremdbefruchtern ja bestehende Einflußnahme beider Eltern, im besonderen erschwert durch die weitgehenden Schwankungen, welche die Ausbildung solcher Merkmale infolge der Verschiedenheit der Umgebungsverhältnisse, der Gesamtlebensbedingungen, unter denen die einzelnen Nachkommenindividuen erwachsen und gehalten sind, erfährt. Immerhin bleibt die Versuchsanpaarung eines Individuums nach verschiedenen Richtungen und die Untersuchung und vergleichsweise Beurteilung der unter möglichst gleichartigen, äußeren Verhältnissen

[1]) d. i. Vereinheitlichung in ihren Erbanlagen nach bestimmter Richtung unter Vermehrung der Vererbungssicherheit.

[2]) Durch Zählen, Messen, Wägen feststellbare Eigenschaften.

erwachsenen Nachkommenschaft das einzige und empirisch, d. h. in der tierzüchterischen Praxis, ja auch schon seit langem mehr oder minder überlegt verwendete Mittel, um den Zeugungs-(generativen) Wert des Individuums gegenüber seinem persönlichen[1]) festzustellen.

Johs. Schmidt[2]) hat vor kurzem diese Feststellung des Zeugungswertes des Individuums für quantitative Eigenschaften nach dem Verfahren kreuzweiser („dialleler") Paarung in wissenschaftlicher Form an Hand von Versuchen dargestellt und erläutert. Bezüglich der Einzelheiten muß ich auf die Ausführungen Schmidts selbst verweisen. Das Verfahren, das im allgemeinen grundsätzlich nicht von dem in der Vererbungslehre gewöhnlich angewendeten Verfahren der Kreuzungsanalyse verschieden ist und von diesem zunächst nur dadurch abweicht, daß es (weil eben für quantitative[3]) Eigenschaften verwendet und verwendbar) mit dem Durchschnittswerte der Nachkommen bezüglich der fraglichen Eigenschaften arbeitet, ist kurz wie folgt zu kennzeichnen:

1. Ausführung der kreuzweisen (diallelen) Paarung, indem man jedes Weibchen mit jedem Männchen paart. Wenn die Zahl der Weibchen A und die der Männchen B ist, so ergeben sich dabei A × B verschiedene Verbindungen von Nachkommen.
2. Aufzucht sämtlicher Nachkommengruppen unter möglichst gleichartigen äußeren Verhältnissen.
3. Analyse der Nachkommenschaft (durch Zählen, Messen, Wägen) mit Bestimmung des Durchschnittswertes für jede Nachkommengruppe.
4. Berechnung der Zeugungswerte der Eltern. Da die Nachkommengruppen, obschon durchschnittlich verschieden, dieselben Elemente in verschiedenen Verbindungen enthalten, so lassen sich die Zeugungswerte der Eltern klassifizieren oder durch eine einfache Berechnung bestimmen.

Die Anwendbarkeit des Verfahrens der kreuzweisen Paarung, das ja, wie schon betont wurde, bei den Hochzüchtern empirisch längst in Übung ist in wissenschaftlicher Durchführung, erscheint natürlich theoretisch unbegrenzt. Praktisch wird es in der Haustierzucht, auch in systematisch arbeitenden Zuchten, von vornherein wohl nur für Tiergattungen mit zahlreicher Nachkommenschaft und rascher Entwicklung derselben in Betracht kommen können. Und wieweit es hier wissenschaftlich begründetes Hilfsmittel planmäßiger Züchtung werden kann, bleibt weiteren entsprechenden Untersuchungen und Versuchen vorbehalten.

Von der allergrößten Bedeutung für die Züchtung ist weiter die Erkenntnis des Wertes wie der Gefahren der Paarung von Individuen genotypisch nicht einheitlicher bzw. bezüglich bestimmter Eigenschaften verschieden veranlagter Bestände, der Kreuzung; in ersterer Beziehung im besonderen die Erkenntnis der **Möglichkeit, die** meisten **erblichen Merkmale verschiedener Rassen** durch Kreuzung dauernd zu **kombinieren** und auf diesem Wege nicht, wie man bisher dachte, erst durch Zuchtwahl in langen Zeiträumen, sondern schon in der F_2- bzw. F_3-Generation homozygote, reinzüchtende Individuen dieser Kombinationen zu erhalten. Theoretisch wenigstens! Denn praktisch stehen dem Erhalt reinzüchtender Individuen mit neuen Kombinationen wertvoller Eigenschaften verschiedentlich nicht unerhebliche, ja unüberwindliche Schwierigkeiten gegenüber: denn abgesehen davon, daß es natürlich von vornherein ausgeschlossen ist,

[1]) Seinem „phänotypischen", seinem Erscheinungswert.

[2]) Der Zeugungswert des Individuums beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung. Berlin 1919. 47. Flugschrift der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde.

[3]) Meist durch mehrere selbständig sich verhaltende, gleichartig wirkende Faktoren veranlaßt.

„antagonistische“ Eigenschaften zu kombinieren oder die (zugehörigen) Eigenschaften in der Faktorenkombination mit vorhandener „hypostatischer“ (durch vorhandene „epistatische“ verdeckter, S. 115) Faktoren in Erscheinung treten zu lassen, würde man bei pleiotropen (auf mehrere Merkmale gleichzeitig Einfluß nehmenden, S. 119) Faktoren mit den bevorzugten, unter Umständen gleichzeitig auch wenig wünschenswerte oder gar nachteilige Eigenschaften in Kauf nehmen müssen. Außerdem ist es bis heute nicht klargestellt, ob und bis zu welchem Grade angesichts der physiologischen Wechselwirkungen im Körper bestimmte Anlagen überhaupt nebeneinander möglich oder, besser gesagt, durchschnittlich entwicklungsfähig sind. Erinnern wir uns nur an höchste Wollefeinheit und Mastfähigkeit bei Schafen, an sehr bedeutende Körpergröße, Mastfähigkeit und Milchergiebigkeit beim Rind u. Ä. mehr. Aber auch abgesehen von solchen Fällen, bestehen der Schwierigkeiten bei der praktischen Ausführung in der Herstellung solcher Kombinationen noch genügend, wenn sie auch nicht so unüberwindlich sind, wie man sich das manchmal vorstellt; die Schwierigkeiten sind natürlich um so größer, je größer die Zahl der Eigenschaften ist, die in einer neuen Rasse oder Zucht kombiniert werden sollen.

Betrachten wir uns einen Fall letztgenannter Richtung an Hand eines **praktischen Beispiels,** wie es J. Wilson — anschließend an seine Betrachtungen. ob Körpergröße, Milchmenge und Milchfettgehalt mendelnde Eigenschaften nach Art der Haarfarbe u. a. beim Rind darstellen, — auf Grund der Ergebnisse[1]) der Kreuzungen zwischen rotem dänischen Milchvieh und Jerseys gibt, in freier, gekürzter Darstellung:

Das **rote dänische Vieh** und das **Jersey-Vieh** unterscheiden sich u. a. in drei, nach den gemachten Beobachtungen offenbar mendelnden Hauptcharakteren:

	Rote Dänen	Jerseys
Nach der Milchqualität:	ca. 3,3% Fett	ca. 5% Fett
Nach der Körpergröße:	Groß	Klein
Nach der Haarfarbe:	Rot	Die bekannte kennzeichnende Jerseyfarbe.

Die quantitative Milchleistung scheint nach W. bei beiden Rassen in drei verschiedenen, ungefähr gleichen Graden vorhanden zu sein, so daß bei Kreuzung von für hohe Milchleistung veranlagten Individuen beider Rassen diese Eigenschaft nicht weiter in Betracht gezogen zu werden braucht.

Die hier in Betracht kommenden Merkmale folgen anscheinend dem sog. Zeatyp, d. h. die F_1-Individuen erscheinen in demselben intermediär.

Die Aufgabe wäre nun: eine neue Zucht herzustellen von der Größe und Farbe des roten dänischen Viehes mit dem Milchfettgehalt der Jerseys.

Da der sog. „Zea“typ (vgl. S. 99) (gegenüber dem „Pisum“typ) die Variabilität in hohem Grade steigert, so erhalten wir bei Kreuzung von Individuen, deren fragliche Merkmale diesem Typ folgen, zahlreiche Unterschiede bei der Nachzucht, in unserem Falle mit 3 mendelnden Merkmalspaaren 27 verschiedene Formen in F_2

Die Wahrscheinlichkeit, unter der Nachzucht solcher Kreuzungen in allen 3 Merkmalen „rein“ (homozygot) veranlagte Individuen der neuen Kombinationen zu erhalten, um von ihnen dann weiter einen reinen Stamm zu züchten, ist nun im allgemeinen sehr gering. Denn bei 3 Merkmalspaaren trifft auf 64 Individuen erst 1 in allen 3 Charakteren der neuen Kombination homozygot veranlagtes Tier. Glücklicherweise sind aber zwecks Erhaltes von reinzüchtenden Individuen gewünschter neuer Kombinationen auch Tiere brauchbar, die selbst nicht in allen 3 Eigenschaften schon homozygot veranlagt sind. Ausgemerzt müßten nur alle die Tiere werden, welche eine oder mehrere der unerwünschten Eigenschaften (Jersey-Farbe, Jersey-Körpergröße, geringe Milchqualität der roten Dänen) aufweisen.

[1]) Durch Graf Ahlefeldt-Tranekjaer vorgenommen.

Nehmen wir die Gesamtzahl von Individuen[1]), welche die Möglichkeit der Bildung aller denkbaren Gruppen bietet, an, so zeigten von 64 ein Viertel (16) Jersey-Farbe und müßten entfernt werden; ein weiteres Viertel der verbleibenden 48 (12) wiesen Jersey-Körpergröße auf und wären deshalb auszumerzen. Von den verbleibenden 36 würden nach späterer Prüfung hinsichtlich der Veranlagung in der Milchqualität 9 mit dem geringen Fettgehalte des dänischen Viehes zu erwarten sein und auch der Zucht entzogen werden müssen.

Unter den verbleibenden 27 hätten wir folgende Gruppen:

Gruppen: 27	Rot 9	Volle Größe 3	5%ige Milch	1
			4,2%ige „	2
		Halbe Größe 6	5%ige Milch	2
			4,2%ige „	4
	Halbe (intermed.) 18 Jersey-Farbe. . .	Volle Größe 6	5%ige Milch	2
			4,2%ige „	4
		Halbe Größe 12	5%ige Milch	4
			4,2%ige „	8

Nur 1 Tier in den 27 Gruppen, das in der obersten Reihe stehende, ist, wie wir sehen, homozygot in der Gesamtkombination. Wird nun ein solches Individuum festgestellt und mit Tieren der übrigbleibenden 26 Gruppen gepaart, so werden wir daraus in verschiedenen Verhältnissen reinzüchtende Tiere gewünschter Kombination zu erzüchten in der Lage sein, die in der Folge nach entsprechender Prüfung zur Begründung einer Reinzucht dienen können.

Aber auch ohne daß sich ein solches in allen 3 Merkmalen der neuen Kombinationen homozygot veranlagtes Tier unter den F_2-Individuen findet, läßt sich unter Benützung der übrigen das gewünschte Zuchtziel, wenn auch etwas langsamer, erreichen:

Stellen wir uns nochmals in Tabellenform die 27 für die Zucht überhaupt brauchbaren F_2-Gruppen nach Zahl und Eigenschaften dar, so erhalten wir folgendes Bild:

Gruppen	A	B			C			D	Ausgemerzt
Untergruppen	—	a	b	c	a	b	c	—	—
Zahl	1	2	2	2	4	4	4	8	37
5%ige Milch . . .	×	×	—	×	×	—	—	—	Alle, die eines oder mehrere der nicht gewünschten Merkmale aufweisen.
Volle Größe. . . .	×	×	×	×	—	×	—	—	
Rot	×	—	×	—	—	—	×	—	
4,2%ige Milch . .	—	—	×	—	—	×	×	×	
Halbe Größe . . .	—	—	—	×	×	—	×	×	
Intermediäre Farbe	—	×	—	—	×	×	—	×	

Eine weitere Übersicht zeigt die Ergebnisse aus der Kreuzung dieser (27) verschiedenen F_2-Gruppen:

Paarung der F_2-Gruppen	Die Nachkommenschaft: Im Verhältnis zu 100				
	Gruppe A	Gruppe B	Gruppe C	Gruppe D	Auszumerzen
A × A	100	—	—	—	—
A × B	50	50	—	—	—
A × C	25	50	25	—	—
A × D	12,5	37,5	37,5	12,5	—
Ba × Ba	25	50	—	—	25
Ba × Bb oder Bc[2])	25	50	25	—	—
B × C	12,5	37,5	25	—	25
B × D	6,25	25	31,25	12,5	25
Ca × Ca	6,25	25	25	—	43,75
Ca × Cb oder Cc[3])	6,25	25	31,25	12,5	25
C × D	3,12	15,62	25	12,5	43,75
D × D	1,56	9,38	18,75	12,5	57,81

[1]) Obwohl eine so hohe Zahl natürlich unter Umständen in der Praxis durchaus nicht nötig ist.

[2]) Gilt gleicherweise für Bb × Ba oder Bc und für Bc × Ba oder Bb.

[3]) Dies gilt gleicherweise für Cb × Ca oder Cc und für Cc × Ca oder Cb.

Vorstehende Tabelle belehrt uns somit darüber, daß auch ohne ein in allen 3 Merkmalen der Neukombination homozygotes F_2-Individuum, nur unter Benutzung der anderen, tunlichst mit den gewünschten Eigenschaften ausgestatteten, die Erstellung homozygoter Individuen und damit die Begründung eines „reinen“ Stammes möglich ist.

Eine Schwierigkeit bestünde natürlich bei der Zuchtwahl: Daß man mit der Begutachtung der Kalbinnen (Färsen) bezüglich der Milchqualität zuwarten muß, bis sie einmal in Milch sind, mit der Begutachtung der Bullen aber, bis sie Nachkommen haben, welche in Laktation stehen. Man wird möglichst viele der jungen roten F_2-Bullen voller Größe mit einer Anzahl gewöhnlicher (3,3%-) Kühe prüfen müssen, um ihre Veranlagung hinsichtlich der Übertragung der Milchqualität festzustellen: Bullen, die bloß Töchter mit 3,3% Milchfettgehalt hinterlassen, haben selbst diese niedere Anlage und müßten ausgemerzt werden; Bullen, die Töchter mit 4,2% und 3,3% Milchfettgehalt hinterlassen, wären Heterozygoten (4,2%), sie könnten schlimmstenfalls benützt werden; möglichst lang ausgenützt werden müßten alle die Tiere, welche nur Töchter mit 4,2% Milchfettgehalt erzeugen, denn es sind Homozygoten mit der Anlage für 5% Milchfettgehalt. Wäre ein Bulle mit dieser Anlage einmal festgestellt, so bestände natürlich keine Schwierigkeit, weitere zu erzüchten und den reinen Stamm zu vergrößern, da ja alle seine Söhne aus Paarung mit gleicherweise homozygot veranlagten Kühen sämtlich selbst wieder rein hinsichtlich der Anlage zu höchster Milchfettleistung wären.

Eines ist natürlich unerläßlich, ehe derartige Neuheiten durch Merkmalskombinationen auf dem Wege der Kreuzung überhaupt geschaffen werden können: die Feststellung durch Vorversuche, **wie** die jeweils in Frage kommenden Eigenschaften sich im Erbgange verhalten.

Das eine Beispiel mag genügen, um uns zu zeigen, wie die praktische Züchtung aus entsprechender **Verwendung der Ergebnisse der Mendelforschung** unter Umständen recht erheblichen Nutzen zu ziehen vermöchte, wie aber auch die dabei erwachsenden Schwierigkeiten zwar groß, sehr groß, aber doch keineswegs durchaus unüberwindlich sind. In zahlreichen, ja den allermeisten Fällen aber immerhin groß genug, um die grundlegenden Vorarbeiten im Einzelfalle dem wissenschaftlichen Versuche größeren Maßstabes, die erste Begründung bezüglich bestimmter Eigenschaftskombinationen homozygoter Stämme aber besonderen Zuchtanstalten und Einzelzuchten (Stammzuchten), die in der Hand wissenschaftlich ausreichend geschulter Züchter sich befinden, überlassen zu müssen.

Damit sind wir auch bei der Schlußfrage, warum denn im Gegensatze zu den Pflanzenzüchtern bisher die Tierzüchter der neuzeitlichen Vererbungslehre und vor allem der Mendellehre bzw. der nachhaltigen und einwandfreien Prüfung ihrer Verwendbarkeit für die Tierzüchtung und ihrer praktischen Auswertung im allgemeinen so sehr zurückhaltend gegenüberstanden. Zurückhaltend gegenüberstanden, obgleich doch ihr Nutzen auch für die Tierzüchtung, zumal für die Festlegung bestimmter Typen und die schnelle Schaffung neuer Formen aus schon Vorhandenem, jedem einigermaßen Eingeweihten offenkundig ist!

Hier treten vor allem die Umstände hindernd in den Weg, welche die im Vergleiche mit den Pflanzen so viel geringere Eignung der Tiere und vor allem unserer Haustiere zum Vererbungsexperimente überhaupt bedingen: die Unmöglichkeit der Selbstbefruchtung, die verhältnismäßig geringe Fruchtbarkeit und die kleine Zahl der Nachkommen (geringe Versuchszahlen!), die langsame Geschlechtsreife und

Generationsfolge; letzteres Umstände, die u. a. viel Zeit und Geld selbst für einfache Versuche erfordern.

Gewiß werden geschickte Ausnutzung einwandfrei durch lange Zeit geführter Herdebücher, die verständnisvolle Beobachtung im praktischen Betriebe seitens wissenschaftlich geschulter Landwirte und die Veranstaltung kleinerer, ganz bestimmten, mehr oder weniger kurzfristig zu lösenden Spezialfragen dienender Versuche dort im Zusammenarbeiten mit den Vertretern der Tierzuchtwissenschaft wertvolle Teilergebnisse und damit gar manchen wertvollen Baustein zur Erforschung der bedingenden Erbgrundlagen für die wichtigsten Eigenschaften unserer Haustierrassen zu liefern vermögen. Eine umfassende, allgemeine und endgültige Lösung der hier anfallenden Aufgaben ist aber, wie schon angedeutet wurde (S. 133), **nur** von der endlichen Einrichtung großer, mit reichen Mitteln **ausgestatteter Forschungsinstitute** (mit genügend umfangreichen Versuchsgütern) **auf dem Gebiete der Haustierzucht** zu erwarten, die in der Lage sind, von wirtschaftlichen bzw. pekuniären Gesichtspunkten nicht allzusehr beengt, die Vererbungsforschung bei unseren Haustierrassen nach neuzeitlichen wissenschaftlichen Richtpunkten in die Hand zu nehmen. Und auch dort lassen sich die schwebenden Fragen nur sehr allmählich und nacheinander in planvollen, durch hinreichend lange Zeit fortgesetzten, einwandfreien Versuchen mit den verschiedenen Tiergattungen und Rassen lösen und nicht in Gelegenheitsversuchen von heute auf morgen, wie man das da und dort immer wieder einmal gern glauben möchte.

Die für solche Zwecke aufgewendeten, allerdings zweifellos bedeutenden Mittel[1]) werden sich mit Rücksicht auf den außerordentlich bedeutsamen wirtschaftlichen Zweck bestimmt reichlich lohnen, um so mehr, als sich an solchen Forschungsstätten gleichzeitig auch andere bedeutsame Fragen, vor allem die Fragen der Bedingungen künstlicher Erzielung von Mutationen und der Beeinflussung und Ausgestaltung des Tierkörpers durch Fütterung und Haltung im allgemeinen klären ließen, ebenso wie die einwandfreie Feststellung etwaigen Einflusses von Alter und Krankheit auf die Vererbung, der wirtschaftlichen Vorzüge und Nachteile bestimmter Kreuzungen, Untersuchungen über das Wesen der Konstitution, über Akklimatisation u. ä. mehr dort erfolgen könnten.

Die hier gewonnenen, praktisch verwendbaren wissenschaftlichen Ergebnisse hätten dann zumeist wohl erst wieder in den großen Zuchten wissenschaftlich geschulter Einzelzüchter im besonderen zum Zwecke der Rassenkreuzungen u. ä. Verwendung zu finden, um von hier aus der großen Allgemeinheit der Landeszucht nutzbar gemacht zu werden. Anderes wäre vielleicht auch wieder unmittelbar in der großen Praxis für den gebildeten Züchter verwendbar.

Wie weit nun auch bei Einrichtung und entsprechender Ausgestaltung solcher an erster Stelle den Zwecken der Vererbungsforschung

[1]) Bei entsprechender Zurverfügungstellung von Staatsdomänen läßt sich die Einrichtung der Forschungsgüter auch unter den jetzigen Verhältnissen durchführen.

in der Haustierzucht dienenden Institute die Mendelforschung ganz speziellen Aufgaben in der Haustierzucht innerhalb der einzelnen Tiergattungen und Rassen einmal wird nutzbar werden können, — darüber heute schon zu streiten, ist müßig. Es erscheint, — das kann man nicht oft genug betonen, — ebenso verkehrt, sich allein schon mit Rücksicht auf den verhältnismäßig geringen Spielraum, den die derzeit vielfach bereits bestehende Vollendung unserer Haustierformen neuen nutzbaren Kombinationen an Hand bekannter „Erbformeln“ der einzelnen Rassen überhaupt noch gewährt, übertriebenen Hoffnungen hinzugeben wie die zu erwartenden Ergebnisse dieser Forschungsrichtung als spezielle Arbeitsbehelfe für die künftige Ausgestaltung unserer Haustierrassen und -schläge über die Gebühr zu unterschätzen. Eine geringe Anzahl von Einzelheiten der Mendelforschung sind ja heute schon für die praktische Züchtung wertvoll und verwendbar bzw. verwendet, weitere werden es bestimmt sein.

Aber auch ohne daß sich die vielfach gehegten, weitgehenden und vielleicht erheblich über das Mögliche hinauszielenden Hoffnungen auf Spezialergebnisse dieser Richtung in der Vererbungsforschung für die Zwecke der Haustierzucht voll zu erfüllen brauchen, bleibt den derzeit schon vorliegenden Ergebnissen der Mendelforschung, — und auch das kann man nicht oft genug betonen, — weitgehendste allgemeine Bedeutung für die Tierzüchtung gesichert: **als erklärendes Prinzip,** das uns, fußend auf dem Experimente und der kritischen Beobachtung der Vererbungserscheinungen in der organischen Welt, zumal auch bei unseren Haustieren, eine Neuorientierung hinsichtlich zahlreicher, bisher teilweise recht vager tierzüchterischer Begriffe brachte und damit auch neue Richtlinien für unsere grundsätzlichen Maßnahmen in der Züchtung, neue Grundlagen für die Beurteilung der Wirkungsweise bisher bewährter züchterischer Methoden, damit aber auch neue Wege und Aussichten für die bewußte Handhabung und Ausgestaltung der letzteren.

Grund genug für den Studierenden und den gebildeten Tierzüchter, sich mit den Ergebnissen der Mendelforschung und den darauf beruhenden Folgerungen für die praktische Züchtung wie mit den Gesamtergebnissen der neuzeitlichen Vererbungslehre überhaupt innerhalb der gebotenen Grenzen vertraut zu machen.

Inwieweit und in welcher Weise die aus dieser Forschungsrichtung gewonnenen Erkenntnisse und ihre Anwendung auf die **tierzüchterische Begriffsbildung** derzeit schon die allgemeinen Maßnahmen in der praktischen Züchtung beeinflussen und beeinflussen müssen, davon an geeigneter Stelle in dem Abschnitte über Züchtung (Abschn. 6 I, IV. Abtg.).

Literatur.

(Mit Ausnahme des Kapitels über Geschlechtsvererbung, dem ein eigenes Literaturverzeichnis beigegeben ist.)

Ackermann, A., Tierbastarde. Kassel 1897/98.
Adametz, Studien über die Mendelsche Vererbung der wichtigsten Rassenmerkmale der Karakulschafe bei Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets. Bibliotheca genetica Bd. 1. 1917.

Albin, W., Untersuchungen über intrauterine Tuberkuloseinfektion. Zeitschr. f. Tiermedizin. XII/3.
Arenander, E. O., Eine Mutation bei der Fjellrasse. Jahrb. f. wiss. u. prakt. Tierzucht. 3. Bd. Hannover 1908.
Baltzer, F., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Eine Besprechung „Die Naturwissenschaften." I (1914), 46/47. S. 987/991—998/1002.
Bateson, Trotting and Pacing. Science. 1907. S. 909 ff.
Bateson, Mendels Principles of Heredity. Cambridge. 2. Aufl. 1913.
Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.
Baur, E. und Kronacher, C., Gibt es konstant vererbende intermediäre Rassenbastarde in der Schafzucht. Deutsche Landwirtschaftl. Presse 1919, Nr. 94.
Birger, Kajanus, Zur Kritik des Mendelismus. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. XII (1914), 3—4. S. 206/224.
Bock, F., Die neuesten Methoden der Tier- und Pflanzenzüchtung und ihre praktischen Erfolge in Amerika. Illustr. Landw. Zeitung 1911/54.
Bohm, J. H., Settegasts Lehre von der Individualpotenz kritisch beleuchtet und deren Unhaltbarkeit nachgewiesen. Leipzig 1879.
Bonnet, R., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1907. 4. Aufl. 1920.
Boveri, Th., Das Problem der Befruchtung. Jena 1902.
Boveri, Th., Zellstudien. 5, 1905—6, 1907.
Brüel, L., Zelle und Zellteilung. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Band X. Jena 1915.
Castle, E. W., Heredity in Relation to Evolution and Animal Breeding. London and New Vork 1912.
Castle, W., and Phillips, J. C., On Germinal Transplantation in Vertebrates, Ref. v. B. C. Punnet. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 1911/VI, 94.
Castle, E. W., Size inheritance and the pure line theory. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. XII/3—4. S. 225—237.
Correns, C., Die neuen Vererbungsgesetze. Berlin.
Darbishire, A. D., Breeding and The Mendelian Discovery. London, New York, Toronto, Melbourne 1912.
V. Dabrowa Szremowicz, Illustr. Landw. Zeitung. Berlin 1905. Nr. 62, 92.
Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übersetzung von J. V. Carus. Stuttgart 1868.
Davenport, C. B., The Origin of black sheep in the flock. Science 1905. S. 675 ff.
Davenport, C. B., Principles of Breeding 1907.
Davenport. Science 1905. S. 674 ff.
Davenport, C. B., Heredity of skin colour in nigro-white crosses. Washington 1913. Carnegie Institut of Wash. Ref. von Weinberg im Archiv für Rassenbiologie Bd. 11/4. S. 519—522.
Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Descendenzproblem. Versuch einer methodologischen Kritik des Erklärungsprinzipes und der botanischen Tatsachen des Lamarckismus. Jena 1904.
Disselhorst, Anatomie und Physiologie der landw. Haussäugetiere. 3. Aufl. Berlin 1920.
Dräger, Das Mauchamps und seine Stellung in der allgemeinen Tierzuchtlehre. Deutsche Landw. Tierzucht. Hannover 1912/5.
Dürken, O., Der Einfluß der Umgebung auf die Zeichnung des Feuersalamanders. „Die Naturwissenschaften" 1919, Heft 51. Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie d. W. 1919. „Naturwissenschaften" 1920, 8.
Dürst, J. U., und Wilckens, M., Grundzüge der Naturgeschichte der Haustiere. Leipzig 1905.
Dürst, J. U., Selektion und Pathologie. Arb. d. Deutsch. Ges. f. Züchtungskunde. Heft 12. 1911.
Ellenberger, W., und Günther, G., Grundriß der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. Berlin 1901. 3. Aufl. 1908.
Forel, A., Richard Semons Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol. 1905/2. Bespr. im Jahrb. f. wiss. u. prak. Tierzucht. 1906. S. 176/178.
Freundlich, H., Das Auftreten einer Mutation vom Standpunkte der Wahrscheinlichkeit. „Die Naturwissenschaften" 1919, Heft 45.
Frölich, Über die Ergebnisse experimenteller Vererbungsstudien beim Schweine. Journal für Landwirtschaft Bd. 61.
Fruhwirth, C., Neunzehn Jahre Geschichte einer reinen Linie der Futtererbse. Fühlings Landw. Zeitung, 1920, Heft 1/2.

Fruwirth, C., Über Variabilität und Modifikabilität. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. 1911. 5/1. S. 58 ff.
Gates, R. R., Tetraploid Mutants and Chromosome Mechanisms. Biolog. Zentralblatt 33 (1913). Ref. von Heribert Nilßon. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. XII/1.
Gerschler, W., Gibt es konstante Bastarde? „Die Naturwissenschaften.“ 1914/50.
Gerschler, W. M., Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. XII (1914).
Godlewski, E., Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik. Heft 9 d. Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Herausg. von W. Roux. Leipzig 1900.
Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911.
Goldschmidt, R., Zuchtversuche mit Enten. I. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 9/3. (1913.)
Groß, J., Über Vererbung und Mendelismus. Jahrb. f. wiss. u. prakt. Tierzucht. 1913 (8. Jahrg.). S. 138/148.
Gruber, M. v., und Rüdin, E., Fortpflanzung, Vererbung und Rassenhygiene. 2. Aufl. München 1911.
Gurwitsch, Archiv für Entwicklungsmechanik. XXX/1910.
Guthrie, Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens. Journ. of Experimental Zool. V. 1908.
Haecker, V., Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig 1911.
Haecker, V., Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena 1918.
Hartmann, O., Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhang mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe (Experimente an Amphibien). Archiv für Entwicklungsmechanik, Band 44, Heft 1 (1918).
Hatschek, Hypothese der organischen Vererbung. 1905.
Henseler, H., Über die Bedeutung der Mendelschen Vererbungsregeln für die praktische Tierzucht. 23. Flugschrift d. Deutsch. Ges. f. Züchtungskunde. Berlin 1913.
Herbst, Abhandlung der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturw. Klasse. 7. Abhandlung, 1919.
Hertwig, O., Allgemeine Biologie. Jena 1906.
Hertwig, O., Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1904.
Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. 1, 2. Jena 1892/1898.
Hertwig, O., Zeit- und Streitfragen der Biologie. 1. 1894.
Hertwig, R., Über Korrelation von Zell- und Kerngröße. Biolog. Zentralbl. 1905.
Hertwig, R., Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellf. I. 1908.
Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie. Jena 1912.
Hesse, R., und Doflein, F., Tierbau und Tierleben. Bd. I. Leipzig u. Berlin 1910.
Hesse, Über funktionelle Anpassung im Tierreich und ihre Beziehungen zur Vererbung. 16. Flugschrift d. D. Ges. f. Züchtungskunde. Hannover 1911.
Hink, Die Vererbung, ihr Wesen und ihre züchterische Tragweite. Jahrb. d. Deutsch. Landw. Ges. 1907.
Hink, Die erworbenen Eigenschaften und das Vererbungsproblem. Hannover 1908. Deutsche Landw. Tierzucht. 1908, 9/10.
Hink, A., Selektion und Pathologie. Arch. f. Rass.-Biol. 9(1912)/3.
Hink, A., Die Bedeutung der neueren Vererbungslehren für die Praxis der Tierzüchtung. Heft 30 der Arbeiten der Landw.-Kammer f. d. Prov. Hannover. Hannover 1911.
Holdefleiß, P., XX. Bericht der Versuchsanstalt des Landw. Instituts der Univ. Halle a. S. Hannover 1911.
Jensen, P., Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung vom Standpunkte der Physiologie. Jena 1907.
Jensen, P., Physiologische Bemerkungen zur Vererbungs- und Entwicklungslehre. „Die Naturwissenschaften“ 1919, Heft 30.
Jensen, P., Leben Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Band 6, Jena 1912.
Johannsen, W., Kultur der Gegenwart. III. Teil, 4. Abteilung, Band 1: Allgemeine Biologie.
Johannsen, W., Die Vererbungslehre bei Aristoteles und Hippokrates im Lichte heutiger Forschung. „Die Naturwissenschaften“ 1917, Heft 24.
Johannsen, W., Weismanns Keimplasmalehre. „Die Naturwissenschaften“ 1918, Nr. 11.
Johannsen, W., Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre. Leipzig-Berlin 1915.

Johannsen. W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1913.
Jollos, V., Besprechung von P. Kammerers Vererbung erzwungener Farbveränderungen. VI. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. XX/1. (1914.) S. 67/70.
Iwanoff, E., Die künstliche Befruchtung der Haustiere. Hannover 1912.
Kaltenbach, R., Über Eierstockstransplantationen bei Rouen- und Pekingenten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Band 17, 1917, Nr. 3.
Kammerer, P., Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften durch planmäßige Züchtung. 12. Flugschr. d. D. Ges. f. Zücht.-Kunde. Hannover 1910.
Kammerer, P., Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus angunus. Laur. Archiv f. Entw.-Mechanik. XXXIII/3—4. S. 349/461. (1912.)
Kammerer, P., Vererbung erzwungener Farbveränderungen. VI. Das Farbkleid des Feuersalamanders (Salamandra maculosa Laur.) in seiner Anhängigkeit von Umwelt. Archiv f. Entw.-Mechanik. XXXIV. S. 4—193.
Keller, K., Über die Bedeutung der Mendelschen Vererbungslehre in der praktischen Tierzucht nach dem derzeitigen Stande der Wissenschaft. Vortrag. Sonderabdruck Wien 1919.
Kiesel, Über Mendelsche Vererbung beim Rind. Zeitschr. für indukt. Abst.- und Vererbungslehre Bd. 10, S. 269.
Kießling, L., Selektions- und Bastardierungsversuche mit weiß-bunten Pferdebohnen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. II/3. S. 313/338.
Kießling, L., Über eine Mutation in einer reinen Linie von Hordeum distichum Laur. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 1912. VIII/1, 2.
Klatt, Experimentelle Untersuchungen über die Beeinflußbarkeit der Erbanlagen durch den Körper. Sitzungsberichte der Ges. naturf. Freunde. Berlin 1919, Nr. 2.
Kraemer, H., Jahrb. f. wissensch. u. prakt. Tierzucht. 1907. Hannover. Mitt. d. Deutsch. Landw. Gesellsch. 1911/40.
Kronacher, C., Bilder von einer landw. Gesellschaftsreise durch England und Schottland. Hannover 1911.
Kronacher, C., Grundzüge der Züchtungsbiologie. Berlin 1912.
Külbs und Berberich, F. M., Neue Untersuchungen über den Einfluß der Bewegung auf die Entwicklung und Zusammensetzung der inneren Organe. 13. Flugschrift d. D. Ges. f. Züchtungskunde. Hannover 1910.
Lühning, A., Versuche einer Diagnostik von Schweinerassen mit Hilfe der biologischen Eiweißdifferenzierungsmethoden. Landw. Jahrb. XLVII, 3. S. 433/475.
Maas, O., und Renner, O., Einführung in die Biologie. München 1912.
Machens, A., Vererbung einer Mißbildung bei Ziegen. Tierärztl. Rundschau 1914, Nr. 31.
Mendel, G., Zwei Abhandlungen. Herausg. v. E. Tschermak. Leipzig 1901.
Mewes, F., Die Plastosomentheorie der Vererbung. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Band 92, Abt. 2, 1918.
Morgan, F. H., Experimentelle Zoologie. Leipzig und Berlin 1909.
Morgan, T. H., nach Brohmer, The Origin of nine Wing Mutations in Drosophila. — The Origin of fife Mutation in Eye colour in Drosophila and their Modes of Inheritance. Archiv f. Rass.- u. Ges.-Biol. 1911/6. S. 800/801.
Müller, R., Sexualbiologie. Leipzig 1907.
Mulsow, K., nach Franz, V., Die Saiblinge des Soiensees. Allg. Fisch.-Zeitg. 1912/14. Ref. Arch. f. Rass.-Biol. 1912/4. S. 500.
Nathusius, S. v., Der Haustiergarten und die dazu gehörigen Sammlungen im Landw. Institut der Universität Halle a. S. Hannover 1912.
Heribert-Nilßon, N., Die Variabilität der Oenothera Lamarckiana und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 1912. VII. Heft 1 u. 2.
Pearl, R., und Surface, S. M., Is there a cumulative effect of selection? Ztschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 3 (1909). S. 257 ff.
Plate, L., Selektionsprinzip. Leipzig 1908.
Plate, L., Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie. 1911, 4. S. 510 ff.
Plate, L., Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie. 1911, 3. S. 385 ff.
Prowazek, S., Zum Vererbungsproblem. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 1911. 5, 1. S. 83/89.
Pusch, G., Allgemeine Tierzucht. Stuttgart 1911.
Pusch, G., Die Mendelsche Vererbungsregel und der praktische Tierzuchtbetrieb. Südd. Landw. Tierzucht. 1911/17.
Reimers, Die Bedeutung des Mendelismus für die landwirtschaftliche Tierzucht. Verlag Martinius Nijhoff, s'Gravenhage 1916.

Renner, O., Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Band 18, Nr. 2.

Renner, O., Oenothera Lamarckiana und die Mutationslehre. „Die Naturwissenschaften" 1910, Nr. 4/5.

Riddle, O., nach Allers, R., Our knowledge of melanin colour formation and its bearing on the Mendelian description of heredity. Biological Bullet. Bd. XVI/6. Ref. Arch. f. Rass.-Biol. 1911/6. S. 797/799.

Römer, Th., Ref. zu R. Walther, Beiträge zur Kenntnis der Pferdefarben. Arch. f. Rass.-Biol. 9(1912/6. S. 767/769.

Schwarznecker und Nathusius, S. v., Pferdezucht. 5. Aufl. Berlin 1910.

Schmidt, Johs., Der Zeugungswert des Individuums beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung. Berlin 1919. 47. Flugschrift der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde.

Semon, R., Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904.

Semon, R., Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. Leipzig 1912.

Settegast, H., Die Tierzucht. Breslau 1888.

Siegel, P. W., Gewollte und ungewollte Schwankungen der weiblichen Fruchtbarkeit. Bedeutung des Kohabitationstermines für die Häufigkeit der Knabengeburten. Berlin 1917, Julius Springer.

Speck, I., Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Band 44, Heft 1. 1918.

Tschermak, A. v., Über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Färbung. (Färbungsxenien und Färbungstelegonie.) Biolog. Zentralbl. XXXV. 1. S. 46/63.

Tschermak, A. v., Über Veränderung der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 148. S. 367/395. 1912.

Tschermak, A. v., Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre. (Theorie der Anlagenschwächung oder Genasthenie.) Biolog. Zentralbl. Bd. 37, Nr. 5, 1917.

Tschermak, E. v., Der moderne Stand des Vererbungsproblems. Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol. 1908. 3. S. 307/309.

Tschermak, E. v., Notiz über den Begriff Kryptomerie. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. XI/3 (1914).

Tschermak, E. v., Versuche über „Pflanzenhybriden". Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 121. Leipzig 1911. 2. Aufl.

Uhlenhuth, Der biologische Nachweis der verschiedenen Blutarten und die Blutsverwandtschaft unter den Tieren. 1907. 2. Flugschr. d. D. Ges. f. Zücht.-K.

Voß, W., Moderne Pflanzenzüchtung und Darwinismus. Godesberg b. Bonn 1912.

De Vries, H., Mutationstheorie. Leipzig 1901/1903.

Walther, A., Experimentelle Studien über die Wirkung der Selektion. Sammelreferat. Jahrbuch für wissenschaftl. und prakt. Tierzucht. Hannover 1912.

Walther, R., Beiträge zur Kenntnis der Pferdefarben. Hannover 1912.

Walther, R., Die Vererbung unpigmentierter Haare (Schimmelung) und Hautstellenabzeichen bei Rind und Pferd als Beispiel transgressiv fluktuierender Faktoren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 10/1 u. 2.

Walther, R., Über den Einfluß der Rassenkreuzung auf Gewicht, Form, Glanz und Farbe der Hühnereier. Landw. Jahrb. XLVI. S. 89/104. 1914.

Weismann, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. 1892.

Weismann, A., Aufsätze über Vererbung. Jena 1892.

Weismann, A., Vorträge über Deszendenztheorie. 1902.

Wilson, J. W., The Evolution of British Cattle. London 1909.

Wilson, J. W., The Principles of Stock-Breeding. London 1912.

Ziegler, H. E., Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie. Gustav Fischer, Jena 1918.

Ziegler, H. E., Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.

Ziegler, H. E., Die Chromosomentheorie der Vererbung in ihrer Anwendung auf den Menschen. Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol. 1906/3.

Ziegler, H. E., Die Chromosomen als Vererbungsträger. Jahrb. d. Ver. f. vaterl. Nat.-K. in Württemberg. 1911.

Zschokke, Die Unfruchtbarkeet des Rindes. Zürich 1900.

Nachschlageverzeichnis

zu

Kronacher, Allgemeine Tierzucht.

Zweite Abteilung.

(Abschnitt III des Gesamtwerkes.)

Autorenverzeichnis.